

THÈSE DE
PARIS.

1892

N^o. 7

N^o 177

ORDRE

52

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. AUBERT

Professeur au lycée Charlemagne.

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES PHYSIOLOGIQUES SUR LES PLANTES GRASSES :

1^{er} *Mémoire.* — ACIDES ORGANIQUES, TURGESCECE ET TRANSPIRATION
DES PLANTES GRASSES.

2^e *Mémoire.* — RESPIRATION ET ASSIMILATION COMPARÉES CHEZ LES
PLANTES GRASSES ET LES VÉGÉTAUX ORDINAIRES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 18 juin 1892, devant la Commission d'examen.

MM. G. BONNIER..... *Président.*

MUNIER-CHALMAS..... } *Examineurs.*

CHATIN..... }

PARIS

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

420, Boulevard Saint-Germain, en face de l'École de Médecine

1892

SÉRIE A, n° 177

N° D'ORDRE

752

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. AUBERT

Professeur au lycée Charlemagne.

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES PHYSIOLOGIQUES SUR LES PLANTES GRASSES :

1^{er} *Mémoire.* — ACIDES ORGANIQUES, TURGESCECE ET TRANSPIRATION
DES PLANTES GRASSES.

2^e *Mémoire.* — RESPIRATION ET ASSIMILATION COMPARÉES CHEZ LES
PLANTES GRASSES ET LES VÉGÉTAUX ORDINAIRES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 19 juin 1892, devant la Commission d'examen.

MM. G. BONNIER..... *Président.*

MUNIER-CHALMAS..... } *Examineurs.*

CHATIN..... }

PARIS

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

420, Boulevard Saint-Germain, en face de l'École de Médecine

1892



ACADÉMIE DE PARIS

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

MM.

Doyen.....	DARBOUX, Professeur. Géométrie supérieure.
Professeurs honoraires. {	PASTEUR.
	DUCHARTRE.
	DE LACAZE-DUTHIERS. Zoologie, Anatomie, Physio- logie comparées.
	HERMITE..... Algèbre supérieure.
	TROOST..... Chimie.
	FRIEDEL..... Chimie organique.
	OSSIAN BONNET..... Astronomie.
	TISSERAND..... Astronomie.
	LIPPMANN..... Physique.
	HAUTEFEUILLE..... Minéralogie.
	BOUTY..... Physique.
	APPELL..... Mécanique rationnelle.
Professeurs.....	DUCLAUX..... Chimie biologique.
	BOUSSINESQ..... Mécanique physique et expé- rimentale.
	PICARD..... Calcul différentiel et calcul intégral.
	POINCARÉ..... Calcul des probabilités, Phy- sique mathématique.
	Y. DELAGE..... Zoologie, Anatomie, Physio- logie comparées.
	G. BONNIER..... Botanique.
	DASTRE..... Physiologie.
	DITTE..... Chimie.
	MUNIER-CHALMAS..... Géologie.
	GIARD..... Evolution des êtres orga- nisés.
Professeurs adjoints.... {	WOLF..... Physique céleste.
	CHATIN..... Zoologie, Anatomie, Physio- logie comparées.
	JOLY..... Chimie.
Secrétaire.....	PHILIPPON.

A

M. GASTON BONNIER

PROFESSEUR DE BOTANIQUE A LA SORBONNE

Hommage respectueux et témoignage
de vive reconnaissance.

A

M. LÉON GILLET

MON ONCLE

Hommage affectueux.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41550230_0006

TABLE DES MATIÈRES

	Pages.
INTRODUCTION.....	1
Intérêt physiologique des plantes grasses.....	2

PREMIÈRE PARTIE

Acides organiques, turgescence et transpiration des plantes grasses.

Historique.....	5
-----------------	---

CHAPITRE PREMIER

ACIDES ORGANIQUES CHEZ LES PLANTES GRASSES.

§ 1. — Nature des acides organiques, solubles dans l'eau, contenus dans les plantes grasses	14
§ 2. — Dosage des acides organiques chez les plantes grasses	21
1 ^o Dosage chez des plantes de la même espèce, prises à divers états de développement.....	23
2 ^o Dosage chez les diverses parties d'une même plante.....	24
3 ^o — chez les diverses parties d'un même organe.....	29
4 ^o — chez un même organe soumis à des influences diverses..	32
La production des acides organiques est-elle indépendante de l'assimilation du carbone?.....	42
Transformations des acides organiques chez les plantes grasses	45
§ 3. — Proportion comparée des acides organiques dans les espèces grasses d'une même famille.....	46

CHAPITRE II

PROPORTION ET RÉPARTITION DE L'EAU CHEZ LES PLANTES GRASSES.

TURGESCENCE ET TRANSPIRATION.

§ 1. — Proportion et répartition de l'eau chez les plantes grasses.....	48
§ 2. — Turgescence et transpiration. Causes de la turgescence des plantes grasses	60
1 ^o De l'évaporation des dissolutions aqueuses.....	60
2 ^o Influence des acides organiques sur la turgescence.....	66
§ 3. — Transpiration comparée des plantes grasses et des végétaux ordinaires.....	77
Considérations générales tirées de l'étude de la transpiration.....	86
Conclusions générales de la première partie.....	86

DEUXIÈME PARTIE

**Respiration et assimilation chlorophyllienne comparées
chez les plantes grasses et les végétaux ordinaires.**

Historique	1
------------------	---

CHAPITRE PREMIER

RESPIRATION DES PLANTES GRASSES; COMPARAISON AVEC CELLE
DES VÉGÉTAUX ORDINAIRES.

Méthode adoptée. Appareils	11
§ 1. — Résultats numériques des expériences sur la respiration des plantes grasses et de quelques végétaux ordinaires	26
§ 2. — Variations du rapport $\frac{CO_2}{O}$ concernant la respiration :	
1° Variations à l'obscurité pendant le jour et pendant la nuit	39
2° — avec l'âge et la carnosité de la plante	34
3° — avec la température	36
4° — avec l'obscurité prolongée	40
§ 3. — Intensité des échanges gazeux	45
1° Intensité des échanges gazeux à l'obscurité pendant le jour et pen- dant la nuit	45
2° Intensité des échanges gazeux variable avec la température	48
3° Influence de l'âge de la plante sur l'intensité respiratoire	50
§ 4. — Comparaison de l'intensité de la respiration chez diverses espèces végétales	53
Influence, sur l'intensité respiratoire, de la proportion d'eau que renferme un organe	56
Conclusions générales de l'étude sur la respiration des plantes grasses à l'obscurité. — Interprétation des résultats	59

CHAPITRE II

ASSIMILATION CHLOROPHYLLIENNE DES PLANTES GRASSES COMPARÉE AVEC CELLE
DES VÉGÉTAUX ORDINAIRES.

Considérations préliminaires	65
§ 1. — Résultante de la respiration et de l'assimilation. — Considéra- tions générales	70
§ 2. — Assimilation chlorophyllienne	79
1° Résultats numériques	82
2° Intensité de l'assimilation chlorophyllienne	89
3° Variations du rapport $\frac{O}{C} = a$	90
Conclusions générales de l'étude relative à l'action de la lumière sur les plantes grasses	96
Considérations sur la répartition et le mode d'existence des plantes grasses à la surface du globe, tirées de la connaissance des recherches précédentes.	99

RECHERCHES PHYSIOLOGIQUES

SUR LES

PLANTES GRASSES

Par M. EPHREM AUBERT.

INTRODUCTION.

On sait que les plantes grasses sont les végétaux qui présentent, au moins dans l'une de leurs parties essentielles, un abondant développement de parenchyme soit cortical, soit médullaire, et une réduction importante de l'appareil conducteur.

Ces plantes sont excessivement variées comme aspect. — Certaines espèces, de faibles dimensions en général, sont herbacées ou semi-ligneuses, vivaces pour la plupart. Grâce à une active multiplication due à un marcottage naturel, elles présentent le plus souvent un grand nombre de tiges, serrées les unes contre les autres, groupées sur le sol en touffes épaisses, pour mieux se garantir de l'ardeur du soleil et de la rigueur de l'hiver.

Les tiges adultes fleurissent et fructifient avant les fortes chaleurs de l'été, puis meurent et disparaissent après la mise en liberté des graines.

Les Crassulacées nous offrent de nombreux types répondant à cette description.

Plus fragiles, en général, sont les Mésembryanthémées qui n'ont pu se répandre sur le globe avec autant de profus-

sion ni sous des climats aussi variés que les Crassulacées.

Ces végétaux sont le plus souvent pourvus d'un épiderme faiblement cutinisé. D'autres plantes grasses, à cuticule épaisse au contraire, les Cactées, adoptent, dans leurs zones d'élection, des formes singulières : les unes, avec leurs troncs robustes, déploient leurs longs membres en vastes candélabres ; les autres ont l'aspect d'énormes sphéroïdes ou forment d'épaisses broussailles de raquettes enchevêtrées. Toutes sont acclimatées dans la zone équatoriale et les régions tempérées les plus voisines.

On les rencontre depuis le niveau de la mer jusque près des neiges éternelles ; sur des terres sablonneuses et sèches où elles s'enfoncent en grande partie, autant pour éviter l'ardeur d'un soleil trop vif que pour y puiser la matière nutritive ; dans les anfractuosités des rochers où elles rencontrent l'ombre et l'humidité favorables à leur développement.

A mesure que les Cactées se trouvent à des altitudes plus élevées, le duvet qu'elles émettent est plus long et plus abondant, leurs aiguillons sont plus nombreux et plus forts. L'épaisse fourrure dont elles se revêtent a pour but de les protéger contre le froid, et ces espèces adoptent alors de petites dimensions qui contrastent singulièrement avec les formes gigantesques des régions humides et chaudes.

Les Liliacées grasses, les Euphorbiacées grasses, certaines Asclépiadées, quelques Composées, etc., apportent, à cet ensemble de végétaux charnus, un cortège nombreux de formes variées.

Telle est, exposée trop succinctement, la série des plantes dont j'ai entrepris l'étude physiologique.

INTÉRÊT PHYSIOLOGIQUE DES PLANTES GRASSES.

Les plantes grasses présentent un vif intérêt physiologique que mettent en relief les considérations suivantes :

Ces plantes ont un caractère commun : le développement exagéré du parenchyme. Ce parenchyme est composé de

cellules sphériques ou ovoïdes séparées par de nombreux méats.

Chez les plantes non charnues, il a quelquefois cet aspect; mais le plus souvent il est constitué par des cellules plutôt polyédriques entre lesquelles se trouvent des méats plus petits, sauf quelques exceptions.

Or une paroi homogène et flexible, fermée de toute part, étant soumise à une pression interne croissante, adopte la forme sphérique au moment où elle oppose à cette pression le maximum de résistance. On conçoit donc que les cellules parenchymateuses des plantes grasses puissent subir, plus généralement que celles des plantes ordinaires, un effort interne qui leur fait adopter la forme sphérique.

Quelle en est la cause? Et cette cause est-elle la même chez toutes les plantes grasses?

Ce premier point ne peut être éclairci que par la connaissance de la constitution chimique du protoplasma de la cellule.

Si, comme il y a lieu de le pressentir, le protoplasma des plantes grasses présente quelques propriétés spéciales, ces propriétés ne contribuent-elles pas à accroître leur degré de résistance aux intempéries? Les substances contenues dans le protoplasma étant connues, il sera peut-être possible de comprendre pourquoi les plantes grasses résistent mieux à la sécheresse que les plantes ordinaires, pourquoi leur *transpiration* est plus faible que celle des végétaux à parenchyme peu développé? Toutefois la transpiration n'est pas uniquement régie par une cause d'ordre purement chimique, et la structure anatomique des plantes grasses, l'épaisseur différente de leur enveloppe protectrice, par exemple, peut jouer un rôle important.

J'exposerai en premier lieu mes recherches sur *quelques-uns des principes (acides organiques et gommes) contenus dans le protoplasma des plantes grasses*; puis je montrerai l'*influence qu'exercent ces substances sur la forme des cellules parenchymateuses* de ces végétaux; enfin l'étude de la *transpiration*

me permettra d'établir les relations entre ce phénomène, la structure et la constitution chimique des plantes grasses.

C'est la première partie de mon travail.

Je me suis également occupé des échanges gazeux des plantes grasses, c'est-à-dire de leur respiration et de leur assimilation comparées à celles des végétaux ordinaires, étant donné que ces recherches présentent, chez les plantes grasses, un intérêt tout particulier.

Si l'on expose, en effet, deux plantes, l'une grasse, l'autre ordinaire, à l'obscurité de la nuit dans des éprouvettes reposant sur le mercure, et que le lendemain matin on soumette à l'examen le gaz extrait de l'une quelconque des deux éprouvettes, il sera possible, en procédant à l'analyse, de reconnaître dans quelle éprouvette le gaz a été puisé. Bien plus, par l'analyse des gaz se rapportant à deux plantes grasses de familles et même d'espèces différentes soumises aux mêmes conditions, on pourra savoir, dans bien des cas, si les deux végétaux ont à peu près la même carnosité et à laquelle des deux éprouvettes correspondait le végétal le plus charnu.

L'intérêt de cette étude est encore augmenté par la relation qu'il me sera possible d'établir entre les échanges gazeux des plantes grasses avec l'atmosphère et les variations protoplasmiques que subissent ces végétaux.

Ce deuxième sujet se terminera par quelques considérations générales sur la distribution des végétaux charnus à la surface du globe.

Mon travail sur les plantes grasses comprend ainsi deux parties essentielles :

1^{re} PARTIE. — *Acides organiques, leur influence sur la turgescence et la transpiration des plantes grasses.*

2^e PARTIE. — *Respiration et assimilation chlorophyllienne des plantes grasses.*

PREMIÈRE PARTIE

ACIDES ORGANIQUES, LEUR INFLUENCE SUR LA TURGES- CENCE ET LA TRANSPIRATION DES PLANTES GRASSES.

I. — HISTORIQUE.

1° *Acides organiques chez les plantes grasses.* — Hugo Mohl (1) a, le premier, remarqué que les plantes grasses acquièrent pendant la nuit une réaction acide qu'elles perdent à la lumière du jour.

M. Mayer (2) a entrepris ses belles recherches sur la constitution chimique de la cellule chez les Crassulacées, après avoir remarqué que ces plantes dégagent de l'oxygène, lorsqu'elles sont soumises à l'action de la lumière dans une atmosphère dépourvue d'acide carbonique. Il s'est proposé de chercher l'origine de l'oxygène ainsi mis en liberté.

De Saussure (3) avait remarqué que le *Cactus Opuntia* (*Opuntia vulgaris*), à l'obscurité pendant la nuit, absorbe de l'oxygène sans rejet correspondant d'acide carbonique. Comme toutes les autres plantes soumises à son étude avaient toujours dégagé de l'acide carbonique à l'obscurité, de Saussure pensait que ce gaz, non dégagé dans les mêmes conditions par le Cactus, s'y emmagasine, surtout à la faveur de l'épaisse cuticule de la plante. La décomposition de cet acide,

(1) Hugo Mohl : *Grundzüge der Anatomie und Physiologie*, 1851.

(2) Mayer : *Ueber die Sauerstoffausscheidung einiger Crassulaceen* (*Landwirthschaftl. Versuchs-stationen*, t. XXI, 1880).

(3) De Saussure : *Recherches chimiques sur la végétation*. Paris, 1804.

ainsi mis en réserve d'après le physiologiste genèvois, s'effectuerait dès l'apparition du jour.

Cette interprétation ne put être adoptée par M. Mayer qui obtint, par l'insolation de feuilles de Crassulacées, un volume d'oxygène quelquefois supérieur au volume de ces feuilles. Il faudrait admettre, en effet, dans ces cas intéressants, que l'acide carbonique était *dissous sous pression* dans le suc cellulaire. M. Mayer pensa que ce gaz se combine, dès sa formation, avec les bases contenues dans le suc cellulaire, ou avec des carbonates et des phosphates acides préexistants. Ces faibles combinaisons, réalisées dans la plante pendant la nuit, seraient décomposées sous l'influence de la lumière.

Mais alors, par l'action des acides étendus, il devait être facile de mettre en liberté cette grande quantité d'acide carbonique en réserve? M. Mayer le tenta et n'obtint ainsi que de faibles proportions de ce gaz. — D'autre part, il observa, dans certaines expériences, que le volume d'oxygène dégagé par des plantes au soleil était plus grand que le volume d'oxygène absorbé par ces mêmes plantes pendant la nuit précédente. Ces plantes auraient ainsi décomposé plus d'acide carbonique qu'elles n'en auraient mis en réserve pendant la nuit, en admettant même que l'oxygène absorbé eût été tout entier employé à la fonction respiratoire.

L'explication de de Saussure se trouvait deux fois en défaut dès les premières expériences du chimiste allemand.

M. Mayer repoussa également l'hypothèse par laquelle l'oxygène se trouverait à l'état de dissolution ou de faible combinaison dans les Crassulacées.

L'oxygène dégagé par les Crassulacées à la lumière ne provient donc pas de l'acide carbonique qui s'y emmagasinerait à l'obscurité, pas plus qu'il ne se met lui-même en réserve à l'état libre.

Quelle peut-être l'origine de ce gaz? M. Mayer rechercha s'il n'existe pas, dans les Crassulacées, une substance qui disparaît en même temps que s'exhale l'oxygène. — Les ana-

lyses chimiques effectuées chez les végétaux durant ce siècle y ont dévoilé la présence de nombreux principes parmi lesquels les acides organiques et les substances hydrocarbonées occupent une place considérable. Certains acides organiques sont très riches en oxygène, comme les acides oxalique, tartrique, malique, citrique, etc. M. Dehérain (1) rapportait déjà, en 1874, à l'acide oxalique, contenu dans les feuilles, l'oxygène absorbé pendant la nuit sans dépense correspondante d'acide carbonique.

Quelques expériences préliminaires montrèrent à M. Mayer que les *Bryophyllum* et autres Crassulacées, laissés longtemps à l'obscurité, ayant acquis une réaction fortement acide, deviennent légèrement acides, neutres ou même alcalins, par une insolation prolongée. Il porta dès lors son attention sur les acides organiques renfermés dans ces végétaux.

L'acide malique, déjà signalé chez les *Sempervivum*, les Cactus, les Agaves, ne serait-il pas la source de l'oxygène dégagé à la lumière? Mais Boussingault (2) n'a pas obtenu de dégagement d'oxygène par l'insolation des feuilles de Lilas qui renferment cet acide. M. Mayer n'en obtint pas davantage avec les groseilles à maquereau non mûres.

Le chimiste allemand finit par découvrir que l'acide prédominant des Crassulacées, qui se décompose à la lumière, est un acide isomère de l'acide malique, qu'il appela *acide isomalique*. Ce dernier se distingue du premier en ce que l'acide isomalique libre ne cristallise pas à l'état pur et dévie à droite le plan de polarisation de la lumière, tandis que l'acide malique pur cristallise et est lævogyre.

Les isomalates de chaux acide et neutre sont toujours amorphes; les malates correspondants sont cristallisables.

Une partie de l'acide isomalique seulement est combinée avec de la chaux, en sorte que chez les *Bryophyllum calyci-*

(1) Dehérain : *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, t. LXXVIII, p. 1112, 1874.

(2) Boussingault : *Chimie agricole*, t. III, p. 378, 1864.

num et *Crassula arborescens*, plus particulièrement étudiés, M. Mayer a trouvé de l'acide isomalique libre et de l'isomamalate acide de chaux. Cet acide est-il bien celui qui fournit l'oxygène exhalé par la plante à la lumière ? Par l'insolation l'acide libre disparaît ; mais n'a-t-il pas servi à neutraliser la base d'un autre acide décomposé dans les mêmes circonstances ? Pour résoudre la question, M. Mayer dose les proportions d'acide isomalique libre et d'acide isomalique total chez des parties identiques d'une même plante, les unes isolées, les autres soumises à l'obscurité ; il remarque que l'acide isomalique total a diminué au soleil. De plusieurs séries de recherches, le chimiste allemand conclut : « L'insolation produit, chez les Crassulacées, une diminution sensible d'isomalate de chaux et un amoindrissement plus grand d'acide isomalique libre. »

Mais la quantité d'oxygène produite par cette décomposition étant un peu inférieure à celle que la plante a perdue véritablement pendant le même temps, M. Mayer en a déduit que, tout au moins chez le *Bryophyllum*, étudié par lui, *l'acide isomalique est la principale source de l'oxygène dégagé à la lumière, mais qu'il n'est pas la seule.*

En résumé, les Crassulacées renferment, en dissolution dans le suc cellulaire, de l'acide isomalique, soit à l'état libre, soit à l'état d'isomalate acide de chaux.

M. Mayer rechercha le processus de formation de cet acide ; à cet effet, il compara des feuilles de *Bryophyllum*, exposées à l'obscurité, les unes dans l'air, les autres dans un tube, traversé par un courant d'hydrogène, contenant en outre un bâton de phosphore destiné à absorber les traces d'oxygène que ce dernier gaz pouvait contenir. Au bout de dix-huit heures, le dosage de ces feuilles y révéla la même proportion d'acide et l'expérimentateur en conclut, un peu légèrement à mon avis, que « l'acide isomalique se produit indépendamment de toute oxydation ». Il ajoute que « l'oxygène rejeté à la lumière est indépendant de l'oxygène puisé par le végétal dans l'air pendant la nuit ». Enfin M. Mayer

pense que, par l'insolation des feuilles, l'acide isomalique est réduit en hydrates de carbone; car il a trouvé, dans les feuilles d'une même espèce, plus de sucre à la lumière qu'à l'obscurité. Comme phénomène concomitant, il admet la formation probable d'acide lactique, aussitôt dissocié en produisant de l'acide carbonique (car l'analyse immédiate n'accuse jamais cet acide lactique chez les Crassulacées) et la formation certaine d'acide carbonique qui serait directement décomposé par la plante sous l'influence de la lumière.

Faisant allusion à la conclusion de Th. de Saussure, M. Mayer termine ces considérations en disant :

« De Saussure a raison d'admettre que l'oxygène provient directement de l'acide carbonique; mais il a tort de supposer que cet acide était accumulé dans la plante avant l'insolation; cet acide se produit pendant l'exposition du végétal à la lumière. »

M. Hugo de Vries (1) s'est moins occupé, dans ses recherches, de la nature des acides que renferment les plantes grasses, que du processus de leur transformation. La majorité des plantes produisent des acides organiques dont la destruction est causée par la lumière. Les plantes grasses, d'après ce physiologiste, jouissent de la même propriété mais à un plus haut degré; en outre, elles ont une propriété spéciale : la formation des acides qu'elles produisent pendant la nuit est provoquée par les radiations que ces plantes ont reçues le jour précédent. « Ce fait est, dit-il, confirmé par la diminution progressive de la richesse en acides qu'éprouve une plante grasse vivant longtemps à l'obscurité ». M. Hugo de Vries trouva, en effet, que pendant les premières heures d'obscurité la proportion des acides organiques croît dans la plante, passe par un maximum toujours atteint pendant la durée d'une nuit, puis diminue assez lentement pour que, au bout de plusieurs semaines, on en retrouve encore des traces.

(1) Hugo de Vries, *Ueber die Periodicität im Säure-Gehalte der Fettpflanzen* (*Naturkunde*, 3 Reeks, Deel 1. Amsterdam, 1884).

La destruction des acides organiques est, d'après l'auteur, provoquée dès l'apparition du jour. Mais une élévation de température à 40 ou 45 degrés la détermine plus rapidement encore ; de sorte qu'une plante grasse, ayant reçu les radiations lumineuses pendant plusieurs heures, une fois soumise à l'obscurité à une température de 40 degrés environ, ne produira pas d'acides organiques.

La décomposition des acides organiques à la lumière n'est-elle pas plutôt un effet des radiations calorifiques qui accompagnent les radiations lumineuses ? M. de Vries ne le croit pas, car il a remarqué que cette destruction a lieu même sous l'influence d'une lumière diffuse faible et plus rapidement qu'à une obscurité prolongée, pendant le même temps. Les radiations lumineuses de diverses réfrangibilités, considérées isolément, ne lui ont révélé aucune influence spéciale.

M. de Vries a constaté que la formation des acides organiques n'a lieu dans une plante grasse que si cette plante a subi, pendant un certain temps, l'action de la lumière (une heure d'insolation ne suffit pas ; trois heures sont largement suffisantes). Il considère *la production des acides organiques comme indépendante de l'assimilation du carbone*. Si l'on expose, dit-il, une plante grasse à la lumière, dans un espace dépourvu d'acide carbonique, de telle sorte qu'elle soit dans l'impossibilité absolue d'assimiler, il s'y forme néanmoins des acides organiques pendant la nuit suivante.

Je fais mes réserves en ce qui regarde cette conclusion qui me paraît erronée, tout autant que celle de M. Mayer relative à la formation de l'acide isomalique en dehors de toute oxydation.

2° *Proportion et répartition de l'eau chez les plantes grasses. — Causes de leur turgescence. — Leur transpiration comparée à celle des plantes ordinaires. — J'ai en vain cherché un travail relatif à la comparaison des quantités d'eau contenues dans les plantes grasses et les plantes ordinaires.*

La turgescence des cellules préoccupe les botanistes depuis quelques années.

M. Van Tieghem définit ainsi la turgescence : « L'eau, absorbée par osmose par une cellule quelconque, développe dans le protoplasma une pression de dedans en dehors qui applique tout d'abord étroitement la couche périphérique contre la membrane, puis distend celle-ci de plus en plus fortement. La membrane résiste grâce à son élasticité, et de là naît cet état de tension intérieure et de rigidité externe qu'on appelle la *turgescence de la cellule*. »

Si une cellule est dans un état de turgescence déterminé, à un moment quelconque de son existence, lorsque le protoplasma, par suite de son activité, s'enrichit en substances capables d'augmenter ses propriétés osmotiques, la cellule absorbe une plus grande quantité d'eau, sa turgescence augmente. L'inverse se produira quand le protoplasma perdra, par les transformations chimiques qui s'y accomplissent, les substances auxquelles il a été fait allusion.

Or les acides organiques (tartrique, malique, citrique) et leurs sels alcalins sont des agents très énergiques de plasmolyse et de turgescence, ainsi qu'il résulte des expériences de M. Wiesner (1) et de M. de Vries (2).

Les travaux de MM. Mayer et de Vries, analysés plus haut, ont montré que les plantes grasses sont caractérisées par une richesse notable en acides organiques dont l'acide isomalique est le type prédominant chez les Crassulacées. Ces acides, produits pendant la nuit, diminuent sous l'influence de la lumière et de la chaleur.

Les plantes grasses doivent donc absorber avec énergie de l'eau pendant les premières heures d'obscurité et s'opposer, pendant ce temps, comme aussi pendant le jour (mais plus faiblement alors) à une transpiration aussi active que celle dont les plantes ordinaires sont le siège.

(1) Wiesner, *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Academie der Wissenschaften*, 1874.

(2) H. de Vries, *Botanische Zeitung*, 1879.

Dans un pareil ordre d'idées, mais en opérant sur des plantes ordinaires, M. Henri Jumelle (1) a trouvé que de jeunes Lupins, plongés par leurs racines soit dans une solution convenable, soit dans de l'eau pure, absorbent à l'obscurité une plus grande quantité d'eau et en transpirent moins dans les mêmes conditions. Il en conclut que « la forte proportion d'eau renfermée dans une plante à l'obscurité est due à la fois au ralentissement de la transpiration et à l'augmentation de l'absorption. Sur la cause de cette absorption, ajoute M. Jumelle, la théorie de MM. Wiesner et H. de Vries semble rationnelle. Il y a, en effet, une concordance remarquable entre cette plus grande absorption d'eau par certaines parties de la plante, et la présence dans ces parties, des acides organiques qui sont les agents essentiels de la turgescence. »

Il résulte d'une expérience intéressante réalisée par M. Henri Jumelle (2) avec des solutions de richesses diverses en phosphate de potasse, que les plantes qui contiennent le plus de sels absorbent le plus d'eau.

Ainsi les deux facteurs essentiels de la turgescence des plantes sont : 1° une absorption d'eau active ; 2° une faible transpiration, dues à l'accumulation de sels et d'acides organiques dans ces plantes.

La turgescence des plantes grasses n'a pas été étudiée spécialement par les auteurs, non plus que la comparaison de leur transpiration avec celle des plantes ordinaires.

II. — PLAN GÉNÉRAL DE LA PREMIÈRE PARTIE.

Les travaux intéressants de MM. Mayer et de Vries (3), dont j'ai précédemment signalé les parties fondamentales, se rapportent : l'un à l'étude chimique de quelques plantes appar-

(1) Henri Jumelle, *Recherches physiologiques sur le développement des plantes annuelles* (Revue générale de Botanique, t. I, p. 389. Paris, 1889).

(2) Id., Id., p. 364, 1889.

(3) Mayer, *loc. cit.*; et H. de Vries, *loc. cit.*

tenant à une même famille, celle des Crassulacées, et à la détermination précise de l'acide qui y prédomine; l'autre, aux variations que subit, avec la lumière et la température, la totalité titrable des acides organiques chez quelques plantes de la même famille des Crassulacées.

Il m'a paru utile d'étendre ce genre de recherches à d'autres familles, de déterminer la répartition des acides organiques dans un végétal donné et de suivre les variations quantitatives de ces acides avec le développement des végétaux charnus.

Aussi me suis-je occupé, dans un premier chapitre :

§ 1. De déterminer les acides organiques solubles dans l'eau que contiennent, en général, les Crassulacées, les Mésembryanthémées et les Cactées.

§ 2. De doser la quantité d'acide libre ou demi-combiné :

1° Chez les mêmes plantes à divers états de développement ;

2° Chez une même plante dans ses diverses parties ;

3° Chez les diverses parties d'un même organe ;

4° Chez un même organe soumis à des influences diverses.

§ 3. De faire un dosage comparatif des acides libres ou à demi combinés à l'état de sels acides dans les espèces variées qui forment une même famille.

Ces deux dernières séries de recherches m'ont conduit à préciser la relation qui paraît exister entre la présence des acides organiques en proportion importante chez les plantes grasses et la turgescence de ces végétaux. — En vue de définir cette relation j'exposerai, dans un deuxième chapitre, mes observations :

1° Sur la comparaison des proportions d'eau, rapportées à un même poids de substance sèche, que contiennent les plantes grasses et les végétaux ordinaires ;

2° Sur la répartition de l'eau dans les différentes régions d'une même plante charnue.

Puis l'étude de la vitesse d'évaporation de dissolutions

variées et la comparaison des quantités d'eau transpirées par toutes les parties d'une plante grasse, parties dont la richesse en acides organiques aura été déterminée, me conduiront à énoncer quelques-unes des causes qui provoquent la turgescence des végétaux charnus.

Quelques observations générales sur la transpiration comparée des plantes grasses et des végétaux ordinaires formeront en quelque sorte le corollaire de cette étude.

CHAPITRE PREMIER.

ACIDES ORGANIQUES CHEZ LES PLANTES GRASSES.

§ 1. — Nature des acides organiques, solubles dans l'eau, contenus dans les plantes grasses.

Les acides organiques se trouvent dans les plantes, soit à l'état libre, soit comme sels acides ou neutres. Mes recherches concernent seulement ceux qui s'y trouvent en dissolution dans le suc cellulaire et, par conséquent, immédiatement utilisables dans les réactions chimiques dont la cellule est le laboratoire. Ils sont tous contenus dans l'extrait aqueux de la plante étudiée.

Cet extrait aqueux est préparé différemment suivant qu'on opère avec une Crassulacée dépourvue de gommes ou avec une Cactée qui en renferme.

Préparation de l'extrait aqueux :

1° *Chez les Crassulacées et les Mésembryanthémées.* — On broie dans un mortier, avec le moins d'eau possible, la partie du végétal considérée dont on a déterminé le poids. Versant la bouillie claire ainsi obtenue et l'eau de lavage du mortier dans un tube à essais à paroi mince, on porte ce tube dans un bain-marie à 90° environ et l'on abandonne pendant une demi-heure. La température de 90°

est suffisante pour activer la dissolution des principes solubles dans l'eau, sans provoquer la décomposition des acides organiques. On filtre ensuite et, recueillant le liquide clair, on l'additionne d'une solution d'acétate de plomb. Il se forme un précipité à base de plomb dont les acides sont les acides organiques contenus dans la liqueur. Ce précipité bien lavé est mis en suspension dans l'eau distillée et traité par un courant d'hydrogène sulfuré, jusqu'à transformation complète du sel organique à base de plomb en sulfure de plomb et acides organiques libres. La liqueur claire filtrée renferme les acides organiques dépourvus de tout principe étranger.

2° *Chez les Cactées.* — Le procédé ci-dessus n'est pas applicable aux Cactées; car ces plantes renferment des gommes, les unes solubles, les autres insolubles et gonflables dans l'eau, qui s'opposent à une filtration rapide de l'extrait aqueux; en sorte que ce liquide a le temps de subir une altération sérieuse pendant la durée de la manipulation. J'ai tenté de tourner la difficulté en opérant de la manière suivante, me basant sur la coagulation des gommes par l'alcool.

La plante est découpée en fragments qu'on laisse séjourner pendant plusieurs jours et même plusieurs semaines dans l'alcool à 90°. Les sels insolubles dans l'alcool se précipitent lentement et les mucilages subissent une coagulation complète. En revanche, l'alcool dissout les acides libres et des principes comme la chlorophylle. En triturant ensuite, dans un mortier, les fragments ainsi traités, on en fait écouler l'alcool et les principes dissous. Par évaporation de cet extrait alcoolique filtré, aux environs de 75°, on obtient un résidu qui renferme les acides libres et autres matières. On reprend ce résidu par l'eau distillée qui dissout tout au moins les acides organiques. C'est dans cette solution aqueuse filtrée qu'on recherche la nature des acides renfermés dans la Cactée soumise à l'expérience.

Les extraits aqueux ainsi préparés sont soumis à la mé-

thode analytique de Dragendorff (1) que je vais exposer très succinctement :

L'extrait aqueux est évaporé au bain-marie pour être réduit à un petit volume. On en traite une portion refroidie par l'eau de chaux.

1 ^o Il y a précipité. On le traite par l'acide acétique étendu.....	Précipité insoluble.....	Acide oxalique (α).
	Précipité soluble. Une autre partie du précipité est traitée par une solution de chlorhydr. d'ammoniaque.	Précipité } — racémique. insoluble. } Précipité } — tartrique. soluble. }
2 ^o Pas de précipité à froid. On fait bouillir la liqueur.	Un précipité apparaît.....	— citrique.
	Pas de précipité. La liqueur additionnée de 2 vol. d'alcool précipite en blanc.....	— malique ou isomalique.

α. *Remarque.* — La liqueur provenant de la filtration du précipité d'oxalate de chaux est traitée à nouveau par l'eau de chaux pour la recherche des acides tartrique et citrique.

On abandonne à froid le mélange : s'il y a formation lente d'un précipité, il est dû à de l'*acide tartrique* ou *paratartrique*. On le sépare par filtration et la liqueur filtrée, portée à l'ébullition, donne ou non un précipité. S'il y a précipité à chaud, il est dû à l'*acide citrique*.

Si la dissolution acide renferme, outre les acides végétaux, un ou plusieurs acides minéraux, additionnée de quelques gouttes d'une solution alcoolique de violet de méthyle, la liqueur prend une teinte d'un bleu verdâtre.

Grâce à cette méthode, on se rend facilement compte de la présence ou de l'absence, dans l'extrait aqueux, des acides le plus ordinairement répandus dans le suc cellulaire des plantes. J'en ai fait l'application dans les recherches qui me permettent d'exposer les résultats suivants.

Je cite complètement l'une de mes analyses concernant le *Sedum dendroideum* ; pour les autres plantes je donnerai seulement les résultats.

(1) Voyez l'*Encyclopédie chimique* de Frémy, t. X.

Analyse qualitative des acides organiques contenus dans le Sedum dendroideum. — Une tige feuillée de *Sedum dendroideum* est rapidement triturée avec de l'eau distillée, dans un mortier, et la matière obtenue est soumise, dans un tube, au bain-marie à 95°. Au bout d'une demi-heure, le tout est jeté sur filtre et recueilli dans une fiole à fond plat renfermant un peu d'acétate neutre de plomb qui sature les acides organiques. Le précipité, séjournant environ douze heures dans l'eau, est jeté sur filtre, lavé plusieurs fois à l'eau distillée. On crève le filtre sur lequel on projette un courant d'eau distillée qui entraîne le précipité dans une fiole où on fait passer un courant d'acide sulfhydrique. Un précipité de sulfure de plomb se forme; on clarifie le liquide dans lequel il se trouve. Ce liquide contient en dissolution les acides organiques; on le réduit à un faible volume par un bain-marie qui en diminue l'évaporation en même temps que toute trace d'acide sulfhydrique disparaît, puis on le soumet aux divers essais qui suivent :

1° Par l'eau de chaux à froid, très léger trouble soluble dans l'acide acétique étendu et dans le chlorhydrate d'ammoniaque : *traces d'acide tartrique*.

2° On filtre la liqueur dans laquelle le précipité très ténu a été produit et on porte à 100° le liquide clair : pas de précipité.

3° Le même liquide est additionné de un à deux volumes d'alcool à 90°. Abondant précipité blanc de malate de chaux en flocons au sein de la liqueur. Ces flocons se rassemblent rapidement par l'ébullition de la liqueur alcoolique : *acide malique* (isomalique).

C'est de l'acide isomalique car le précipité obtenu n'a jamais adopté la forme cristalline, même après avoir été plusieurs fois chauffé.

4° Par addition à la liqueur primitive de quelques gouttes du réactif de Brœhmer (tungstate et acétate de soude dans l'eau distillée), aucun précipité ni aucune teinte : pas de tanin, tout au moins en quantité appréciable.

5° Par la solution alcoolique de violet de méthyle, pas de changement de la teinte violette : absence d'acides minéraux.

En résumé, le *Sedum dendroideum* renferme, comme acides organiques solubles dans l'eau, de l'acide malique (isomalique) et des traces d'acide tartrique.

Résultats.

1° *Crassulacées*. — *Sedum dendroideum* : acide malique et traces d'acide tartrique.

Sedum reflexum, mêmes résultats.

Sedum album, mêmes résultats.

Sedum Telephium, mêmes résultats, mais l'acide malique est moins abondant.

Crassula arborescens : acide malique, traces d'acide tartrique, tannin.

Le tannin donne une coloration jaune brun peu accusée au précipité très abondant de malate de plomb, car il se forme un peu de tannate de plomb.

La répartition du tannin est facile à suivre dans toutes les régions de la plante, en traitant des coupes, prises en des points variés, par l'iodochlorure de zinc et le réactif de Brœhmer.

Certaines recherches, encore inédites, m'ont permis d'en établir nettement la localisation.

2° *Mesembrianthémées*. — *Analyse qualitative des acides organiques contenus dans le suc cellulaire chez le Mesembrianthemum cristallinum*.

L'extrait aqueux est traité comme il a été dit plus haut et soumis aux essais.

1° Par l'eau de chaux à froid, il se forme un précipité blanc abondant, insoluble dans l'acide acétique, soluble dans l'acide chlorhydrique assez concentré, d'où on le précipite par l'addition de quelques gouttes d'eau. Ce sont là les réactions caractéristiques de l'oxalate de chaux : *acide oxalique*.

2° La liqueur primitive traitée par l'eau de chaux, puis filtrée, ne donne aucun précipité ni à froid, ni à chaud, ni par l'addition de 1 à 2 volumes d'alcool absolu. Cette liqueur ne renferme donc aucune trace d'acides tartrique, citrique ou malique.

3° Par le violet de méthyle, on ne reconnaît pas de traces d'acides minéraux.

Mesembrianthemum cristallinum : acide oxalique très abondant.

Mesembrianthemum Cooperi : acide oxalique très abondant.

Mesembrianthemum deltoïdes : acide oxalique très abondant. Traces d'acides minéraux.

En raison de la faible teneur de l'extrait en acides minéraux, je n'ai pas déterminé la nature de ces acides.

3° *Cactées*. — L'extrait aqueux préparé d'une manière spéciale, comme je l'ai mentionné plus haut, traité par les réactifs, m'a donné les résultats qui suivent :

Opuntia maxima. — 1° Par l'eau de chaux à froid, précipité blanc très soluble dans l'acide acétique étendu et dans le chlorhydrate d'ammoniaque : *acide tartrique*.

2° La liqueur filtrée, soumise à l'ébullition, ne donne pas de précipité.

3° La même liqueur, additionnée de 1 à 2 volumes d'alcool absolu, fournit un léger précipité de malate de chaux : *acide malique*.

Quand on traite la plante verte et fraîche par de l'eau distillée et qu'on la chauffe au bain-marie, on obtient un liquide plus ou moins visqueux qui, jeté sur filtre, passe lentement. La liqueur filtrée, traitée par le sulfate de peroxyde de fer, donne un précipité très nettement soluble dans l'acide acétique à chaud ; c'est là une réaction caractéristique des *gommes*, signalée par M. Roussin (1) et utilisée dans l'essai

(1) Voyez *Dictionnaire de Würtz* : GOMMES.

des sirops. Par la liqueur de Violette, le même extrait aqueux ne donne pas d'abord de précipité sensible d'oxydure de cuivre (Cu^2O); mais ce précipité devient beaucoup plus abondant à la suite d'une ébullition prolongée de la liqueur avec quelques gouttes d'acide sulfurique. Le glucose s'est formé aux dépens des gommés solubles hydratées.

En résumé, l'*Opuntia maxima* renferme, en dissolution dans le suc cellulaire, un peu d'acide tartrique et d'acide malique, de la gomme soluble, du glucose en faible proportion.

Phyllocactus grandiflorus, mêmes résultats.

Cereus macrogonus, mêmes résultats.

Les Cactées renferment principalement des gommés, les unes solubles, les autres se gonflant dans l'eau; le glucose qu'on y rencontre provient sans doute de la transformation de ces mucilages sous l'influence de l'activité protoplasmique. L'inverse me paraît également probable, en sorte que, dans la plante, par suite de l'assimilation, les principes hydrocarbonés se présenteraient sous la forme de glucose. Ce sucre subirait ensuite une condensation avec déshydratation l'amenant à l'état de gommés utilisables ultérieurement sous cette même forme de glucose à laquelle elles reviendraient par hydratation.

En résumé, les *Crassulacées* renferment, en dissolution dans le suc cellulaire, surtout de l'acide isomalique libre ou combiné, et des traces d'acide tartrique, quelquefois un peu de tannin.

Les *Mésembrianthémées* contiennent de l'acide oxalique et des traces d'acides minéraux parfois.

Les Cactées possèdent de l'acide malique et surtout des gommés en forte proportion.

Ces résultats m'autorisent à infirmer la notion très répandue et mentionnée par divers auteurs, de la présence de l'acide oxalique libre chez les plantes grasses (*Crassulacées*, *Mésembrianthémées* et Cactées). L'acide oxalique se trouve seulement chez les *Mésembrianthémées* et, à l'état de cristaux d'oxalate de chaux, chez les Cactées.

§ 2. — Dosage des acides organiques chez les plantes grasses.

Confirmant les travaux de M. Mayer (1), j'ai montré précédemment que les Crassulacées renferment de l'acide isomalique libre ou à demi combiné; cet acide y est nettement prédominant sur l'acide tartrique et le tannin qu'on y trouve en proportion négligeable, notamment chez les *Sedum carneum*, *album*, *reflexum*, *Telephium*, chez le *Sempervivum tectorum* (feuilles), l'*Echeveria glauca* (feuilles), etc. (Le tannin est cependant assez répandu chez le *Crassula arborescens*).

C'est sur des plantes appartenant uniquement à cette famille que j'ai fait les recherches dont il est ici question.

Mode de dosage des acides organiques. — L'acide isomalique prédomine de beaucoup sur tous les autres acides organiques chez les Crassulacées : ce qui facilite l'étude de sa répartition dans les diverses régions d'une plante et son dosage chez des plantes diverses ou chez une même plante parvenue à des phases différentes de son développement.

Je rapporterai à l'acide malique seul, sans erreur sensible pour la plupart des Crassulacées, toute la quantité d'acide révélée par les réactifs.

Le procédé que j'ai adopté pour doser l'acide malique dans une plante donnée est très simple : on broie rapidement dans l'eau distillée l'organe à étudier dont le poids P a été déterminé préalablement ; on verse dans un tube à essais, à *paroi mince*, la bouillie claire ainsi obtenue et l'eau de lavage du mortier ; on plonge le tout dans un bain-marie à 95° pendant une demi-heure. On filtre et on recueille le liquide clair filtré, ainsi que les quelques centimètres cubes d'eau distillée bouillante qui ont servi à laver le filtre. Déterminant le volume V du liquide ainsi obtenu, on en met une quantité v dans une fiole en verre de Bohême, avec quelques gouttes

(1) Mayer, *loc. cit.*

d'une solution alcoolique de phénolphtaléine. Peu à peu, à l'aide d'une burette de Mohr, on additionne la liqueur acide, de volume v , d'une solution titrée de carbonate de soude versée goutte à goutte.

Tant que le liquide filtré est acide, il demeure incolore ; il vire au violet tendre aussitôt que la solution alcaline l'a neutralisé. Ce changement de couleur, dû à la liqueur alcoolique de phénolphtaléine, indique la fin de la réaction.

Soit v' la quantité de liqueur titrée employée.

Le volume V de liquide filtré, qui correspond au poids P de la plante, eût été neutralisé par un volume de liqueur titrée de carbonate de soude :

$$v' \times \frac{V}{v}.$$

Un gramme de poids frais de la plante renfermait donc une quantité d'acide neutralisée par un volume de carbonate de soude (liqueur titrée) :

$$v' \times \frac{V}{v} \times \frac{1}{P} = v' \times \frac{V}{vP}.$$

Par un essai préalable, on a déterminé le poids a d'acide malique neutralisé par 1 centimètre cube de la liqueur de carbonate de soude. — D'où 1 gramme de poids frais de l'organe étudié renferme une proportion d'acide malique :

$$a \times v' \times \frac{V}{vP}.$$

Remarque. — Il arrive souvent que l'eau distillée employée, même bouillante, est déjà un peu acide. Il faut tenir compte de ce fait chaque fois qu'on fait une série d'expériences, en déterminant le volume v'' de carbonate de soude nécessaire pour neutraliser 10 centimètres cubes d'eau distillée à 95° (température à laquelle elle est portée dans l'essai et pour le lavage du filtre). On doit alors retrans-

cher du volume $v' \times \frac{V}{v}$, indiqué plus haut, la quantité :

$$v'' \times \frac{V}{10v} = \frac{v''}{10} \times \frac{V}{v}.$$

La proportion de carbonate de soude nécessaire à la neutralisation du poids P de la plante devient alors :

$$\left[v' - \frac{v''}{10} \right] \frac{V}{vP};$$

et l'acide malique correspondant est donné en poids par la formule :

$$a \left[v' - \frac{v''}{10} \right] \frac{V}{vP} = \frac{a(10v' - v'')V}{10.v.P}.$$

C'est toujours à 1 gramme de poids frais de la plante ou de l'organe étudié que sont rapportés les nombres cités plus loin.

1° *Dosage de l'acide malique chez des plantes grasses de la même espèce, prises à divers états de développement.* — L'acide malique s'accumulant dans les plantes grasses pendant la nuit, ainsi que nous l'ont appris les travaux antérieurs, les dosages comparatifs de cet acide, chez des représentants inégalement développés d'une même espèce, doivent toujours être effectués à la même heure du jour et en aussi peu de temps que possible.

J'ai dosé, dans ces conditions, le 27 mars 1890, l'acide malique dans cinq rosettes de poids différents, prises sur la même culture de *Sempervivum tectorum*.

	Poids frais en grammes.	Acide malique pour 1 gr. de poids frais en milligrammes.
Rosette très jeune	0,0294	0,90
Rosette un peu plus développée..	0,1364	0,86
Id.	0,4756	0,84
Id.	0,9980	1,51
Id.	2,2930	1,90

Les nombres 0,90, 0,86, 0,84 de ce tableau peuvent être considérés comme identiques; mais la proportion d'acide

malique, pour 1 gramme de poids frais, augmente chez les rosettes pourvues d'un plus grand nombre de feuilles.

Les rosettes jeunes de Sempervivum renferment une faible proportion d'acide malique; à mesure qu'elles se développent, elles contiennent une plus grande quantité d'acide, accumulée surtout dans les feuilles périphériques.

Une rosette jeune de *Sempervivum* est identique à la partie centrale d'une rosette âgée. Or la partie centrale d'une rosette contient moins de chlorophylle que les feuilles étalées, voisines de la périphérie. M. Hugo de Vries (1) a remarqué que l'exposition d'une plante grasse, pendant quelques heures, à la lumière, est nécessaire pour provoquer la formation d'acide malique chez cette plante plongée ensuite dans l'obscurité; d'autre part, une plante grasse placée pendant plusieurs jours dans une chambre noire, perd peu à peu l'acide organique qu'elle a formé dans les premiers moments, en même temps que sa chlorophylle disparaît. L'effet inducteur de la lumière paraît dû à la chlorophylle qui, absorbant de la chaleur, détermine chez la cellule végétale une série de réactions chimiques inconnues dont le point de départ est la réduction de l'acide carbonique et dont l'une des phases est la production d'acide malique.

Cette hypothèse permet de comprendre pourquoi, malgré un éclaircissement identique de rosettes ayant un développement différent, celles qui sont les plus âgées et les plus vertes renferment le plus d'acide malique.

2° *Dosage de l'acide malique chez les diverses parties d'une même plante.* — Je rechercherai successivement ici la proportion d'acide malique dans les diverses feuilles d'une même branche de *Sedum dendroideum*, de *Crassula arborescens*, puis d'une rosette de *Sempervivum tectorum* et j'en déduirai la répartition de l'acide dans toute l'étendue du rameau ou de la rosette.

(1) Hugo de Vries, *loc. cit.*

Mes premières déterminations avaient porté sur la Joubarbe; mais ses feuilles sont insérées suivant une spirale très surbaissée, en sorte qu'il est difficile de détacher surtout celles qui avoisinent le centre de la rosette sans les altérer plus ou moins à leur point d'insertion.

Avec le *Sedum dendroideum* et le *Crassula arborescens*, le même inconvénient ne se présente pas; les feuilles sont assez distantes les unes des autres et se détachent facilement de la tige sans perdre de leur substance.

Le *Sedum dendroideum* a des feuilles glabres, luisantes, épaisses de 2 millimètres environ, de forme ovale très allongée, alternes et disposées suivant le cycle $\frac{3}{8}$.

Le *Crassula arborescens* possède des feuilles beaucoup plus épaisses (pouvant atteindre 5 millimètres et plus d'épaisseur); elles sont opposées et les verticilles successifs en sont croisés.

Grâce à cette opposition des feuilles, le *Crassula* m'a permis, non seulement d'étudier la distribution de l'acide malique à diverses hauteurs sur la tige, mais encore de rechercher si deux feuilles opposées sont également riches en acide.

Le *Sempervivum tectorum* présente une rosette de feuilles très serrées le long de l'axe où elles sont disposées suivant le cycle $\frac{3}{8}$. Les rosettes possédant un grand nombre de feuilles présentent une légère courbure des génératrices suivant lesquelles sont insérées les feuilles superposées.

Ces trois espèces végétales, étudiées au point de vue de la répartition de l'acide organique, m'ont donné des résultats consignés dans les tableaux suivants :

a. — *Sedum dendroideum*. — Le 22 mai et le 1^{er} juin 1890, j'ai dosé l'acide malique dans les feuilles successives de deux tiges prises sur des pieds différents.

EXPÉRIENCE DU 22 MAI.			EXPÉRIENCE DU 1 ^{er} JUIN.		
N ^o d'ordre des feuilles.	Poids frais des feuilles. gr.	Quantité en milligr. d'acide malique pour 1 gr. de poids frais.	N ^o d'ordre des feuilles.	Poids frais des feuilles. gr.	Quantité en milligr. d'acide malique pour 1 gr. de poids frais.
Bourgeon terminal			Bourgeon terminal		
et feuille 1	0,1205	1,2	et feuille 1	0,0330	3,4
2	0,2225	2,3	4	0,1415	3,46
3	0,3530	2,9	7	0,4620	6,0
4	0,5580	3,5	9	0,7535	8,2
5	0,7015	3,7	11	0,7480	7,1
6	0,8860	4,5	13	0,8815	6,5
7	1,0060	5,1	15	0,7915	6,0
8	1,1065	5,6	17	0,7235	3,8
9	1,2690	5,6	19	0,7120	3,9
10	1,3300	5,1			
11	1,2920	4,15			

Les deux séries de nombres contenues, l'une dans la troisième, l'autre dans la sixième colonne de ce tableau me permettent de conclure que :

La richesse des feuilles de *Sedum dendroideum* en acide malique croît à partir du bourgeon terminal jusqu'en un certain point de la tige dont les feuilles ont atteint à peu près leur développement maximum ; puis elle décroît chez les feuilles adultes qui commencent à subir une altération, sans que la proportion de l'acide organique y devienne cependant négligeable.

b. — Crassula arborescens. — Il est intéressant de savoir si les deux feuilles opposées *a* et *b* d'un même verticille renferment la même quantité d'acide organique. Les dosages effectués pour deux verticilles successifs d'une même branche ont donné :

		Poids frais.	Quantité en milligr. d'acide malique pour 1 gr. de poids frais.
		gr.	
2 ^e verticille....	{ <i>a</i>	1,04	1,34
	{ <i>b</i>	1,381	1,20
3 ^e — ...	{ <i>a</i>	1,928	1,63
	{ <i>b</i>	3,735	1,57

Ces nombres sont deux à deux comparables ; mais, dans

certain cas, ils peuvent subir de plus grands écarts, notamment quand la branche étudiée a été prise dans une plante très fournie de rameaux couverts de feuilles; alors les deux feuilles d'un même verticille peuvent être éclairées de manières toutes différentes, auquel cas la proportion d'acide malique devient assez variable.

Feuille à l'ombre ...	{ a.....	gr.	milligr.
		3.044	4.24
— à la lumière. { b.....	{ b.....	2.892	4.00

Pour des recherches comme celles qui suivent, il convient donc de choisir des branches autant que possible également éclairées de toutes parts.

EXPÉRIENCE DU 6 JUIN 1890.

N ^o d'ordre des verticilles.	Poids frais des feuilles.	Quantité en milligr. d'acide malique pour 1 gr. de poids frais.
	gr.	
1	0,9130	8,9
2	1,9540	8,9
3	2,2390	10,5
4	2,1500	7,0
5	4,8670	6,65
6	3,7320	5,75
7	3,9910	3,8

EXPÉRIENCE DU 11 JUIN 1890.

N ^o d'ordre des verticilles.	Poids frais des feuilles.	Quantité en milligr. d'acide malique pour 1 gr. de poids frais.
	gr.	
1	0,1235	3,6
2	1,9265	4,9
3	2,4295	3,9
4	3,1992	4,9
5	4,3270	5,4
6	4,4760	4,9
7	2,6755	3,5

EXPÉRIENCE DU 10 MARS 1891.

1	0,7130	4,39
2	1,6480	5,65
3	1,6170	4,17
4	1,6900	3,04

Les feuilles dont j'ai ainsi dosé l'acide malique ont été détachées de la tige suivant une hélice décrite autour de l'axe et rencontrant les verticilles successifs.

Dans l'expérience du 11 juin, la feuille 2 accuse, pour 1 gramme de poids frais, une quantité d'acide malique supérieure à la feuille 3. Je n'ai pas remarqué la cause de cette anomalie sur laquelle je reviendrai d'ailleurs au sujet de la transpiration.

La loi énoncée pour le *Sedum dendroideum* s'applique au

Crassula arborescens, si l'on fait abstraction de cette anomalie (car c'en est une puisque d'autres branches m'ont fourni, le 6 juin 1890 et le 10 mars 1891, des résultats analogues à ceux du *Sedum dendroideum*).

L'étude de la répartition de l'acide malique dans les *entrenœuds* d'une tige de *Crassula arborescens* a donné une série de nombres comparables à ceux concernant les feuilles insérées sur cette tige. Toutefois la quantité d'acide malique, contenue dans un entre-nœud, est toujours plus faible que dans les feuilles des verticilles qui limitent cet entre-nœud.

EXPÉRIENCE DU 14 MAI 1890 (8 HEURES DU MATIN).

Feuilles.			Tige.		
N ^o d'ordre des verticilles.	Poids frais des feuilles.	Quantité en milligr. d'acide malique pour 1 gr. de poids frais.	N ^o d'ordre des entre-nœuds.	Poids frais des feuilles.	Quantité en milligr. d'acide malique pour 1 gr. de poids frais.
	gr.			gr.	
1	0,6350	2,5	1	0,1110	0,9
2	1,6140	3,54	2	0,3260	1,0
3	2,8920	4,00	3	0,7650	1,05
4	4,4150	3,65	4	0,7820	0,8

La faible proportion d'acide malique contenue dans les entre-nœuds a pour cause la réduction du parenchyme qui, dans la tige, est toujours moins abondant que dans les feuilles.

EXPÉRIENCE DU 9 MAI 1890 (5 HEURES DU SOIR).

Feuilles.			Tige.		
(Mêmes indications que plus haut).			(Mêmes indications que plus haut).		
	gr.	milligr.		gr.	milligr.
1	0,428	0,63	1	0,078	0,7
2	1,040	1,35	2	0,320	1,0
3	1,630	1,65	3	0,580	1,95
4 (tombée) »		»	4	0,546	1,55

La lumière, ainsi que l'a montré M. de Vries, provoque la disparition partielle des acides organiques : telle est la raison de la petite quantité d'acide malique trouvée dans les

feuilles du *Crassula arborescens*, dans l'expérience du 9 mai. La diminution d'acide a été faible, presque nulle, dans la tige protégée contre la lumière par son épaisseur même et par la couche de liège qui la revêt. Toutefois, malgré cette intervention de la lumière, rien n'est changé dans la répartition de l'acide.

c. — *Sempervivum tectorum*. — Une série de feuilles détachées d'une rosette le long d'une des génératrices du cône formé par la tige, a été soumise, le 22 mai 1890, au dosage de l'acide malique. Les données de cette expérience sont les suivantes :

EXPÉRIENCE DU 28 MAI 1890.

N ^o d'ordre des feuilles.	Poids frais des feuilles.	Quantité en milligr.
		d'acide malique pour 1 gr. de poids frais.
	gr.	
a	0,0212	1,6
b	0,0325	1,7
c	0,0880	2,3
d	0,1970	4,1
e	0,2980	4,1
f	0,3375	»
g	0,3090	3,5
h	0,2835	2,6

Un accident, arrivé pendant la filtration du liquide qui provenait de la trituration de la feuille *f*, ne m'a pas permis de connaître la richesse de cette feuille en acide. Malgré cela, la loi de répartition de l'acide malique énoncée précédemment est encore applicable au *Sempervivum tectorum*; je puis donc la considérer comme très générale et sans nul doute applicable à toutes les Crassulacées.

Conclusion : *La richesse en acide malique des feuilles des Crassulacées croît depuis le bourgeon terminal jusqu'en un point de la tige dont les feuilles ont à peu près atteint leur développement maximum; puis elle décroît chez les feuilles adultes qui commencent à subir une altération, sans que la proportion de l'acide organique y devienne cependant négligeable.*

3° Dosage de l'acide malique dans les diverses parties d'un

même organe. — L'organe qui m'a paru le plus intéressant pour ce genre de recherches est la feuille; les feuilles du *Crassula arborescens*, étant suffisamment développées en surface et en épaisseur, ont été l'objet de mes investigations.

Répartition en surface. — Les feuilles jaunes de la base de la tige, chez le *Sedum dendroideum*, ayant accusé une certaine quantité d'acide malique, j'ai cherché à connaître la distribution de cet acide dans les feuilles qui commencent à jaunir chez le *Crassula arborescens*. La chlorophylle disparaît d'abord à la pointe de la feuille, puis peu à peu jusqu'au pétiole.

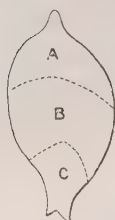


Fig. 1. — *Crassula arborescens*. Feuille âgée. — A, partie jaune. — B, région médiane verte. — C, partie basilaire.

En dosant l'acide malique dans la portion jaune (A, fig. 1), puis dans la partie médiane encore verte (B), puis dans la

région basilaire (C) moins riche en parenchyme et contenant plus de faisceaux libéroligneux, j'ai obtenu les nombres suivants, dans trois analyses successives :

	Régions.	Poids frais.	Acide malique	
			pour 1 gr.	de poids frais.
		gr.	milligr.	
Expériences des 10 et 11 juin 1890.	1 ^{re} analyse.	A....	1,206	3,1
		B....	2,075	2,0
		C....	0,806	1,3
	2 ^e analyse.	A....	1,915	3,75
		B....	2,896	3,5
		C....	0,715	3,2
	3 ^e analyse.	A....	1,038	2,3
		B....	1,540	2,1
		C....	0,671	1,9

Ainsi l'acide malique est encore en proportion notable dans les feuilles jaunes qui, en se détachant de la plante, entraînent avec elles une partie de la réserve nutritive temporairement accumulée dans le végétal sous la forme d'acide malique.

Le mode de répartition de l'acide organique, qui vient

d'être envisagé chez les feuilles qui commencent à jaunir, est-il le même chez les feuilles vertes? L'expérience répond par l'affirmative. Je n'ai fait d'ailleurs, dans ces nouvelles recherches, que deux déterminations concernant les portions A et B de la feuille :

	Régions.	Poids frais. gr.	Acide malique pour 1 gr. de poids frais. milligr.
Expér. du 28 février 1891, à 8 h.	{ A....	0,773	5,4
du mat. (feuille à l'obscurité).	{ B....	0,970	5,0
Expér. du 26 nov. 1890, à 10 h.	{ A....	0,6945	3,3
du matin.....	{ B....	0,7826	2,76
Expér. du 24 février 1891, à 2 h.	{ A....	0,7062	1,05
du soir (feuille au soleil)...	{ B....	1,0910	0,9

La feuille exposée au soleil renferme moins d'acide organique que la feuille plongée dans l'obscurité, mais la répartition de l'acide y est la même : la région formant la pointe de la feuille contient toujours plus d'acide que la partie voisine du pétiole.

Répartition en épaisseur. — Une feuille verte de *Crassula arborescens* ayant été exposée, par sa face supérieure, aux rayons du soleil, le 11 juin 1890, j'en ai détaché une rondelle circulaire que j'ai partagée, suivant XY, en deux parties aussi égales que possible : S, du côté supérieur directement et vivement éclairé ; I, du côté inférieur à l'ombre. L'analyse a donné comme richesse en acide malique :

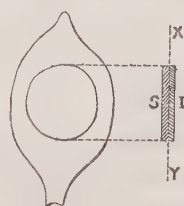


Fig. 2. — *Crassula arborescens*. — Feuille dont on a détaché une portion circulaire vue en coupe à droite. — S, face supérieure. — I, face inférieure de la rondelle détachée.

	Poids frais. gr.	Acide malique pour 1 gr. de poids frais. milligr.
S	0,682	1,16
I	0,783	2,45

Il résulte de cette étude que :

La répartition de l'acide malique est variable dans les diverses régions d'une feuille. A la lumière comme à l'obs-

cûrité, la partie voisine de l'extrémité de la feuille est toujours plus riche en acide que la portion voisine du pétiole.

La proportion d'acide est d'autant moindre en un point de la feuille que cette région est plus vivement éclairée.

4° *Dosage des acides organiques chez un même organe soumis à des influences diverses.* — Une plante grasse, soumise à l'action des radiations lumineuses et calorifiques, en subit l'influence, car la proportion des acides organiques s'y modifie. MM. Hugo de Vries et Mayer nous ont partiellement éclairés sur ce sujet; j'ai voulu apporter quelques compléments à leurs travaux. Quelques-unes de mes recherches sont aussi relatives à l'influence de la composition du milieu ambiant sur les variations de proportion des acides organiques, étude que les deux savants étrangers n'ont pas spécialement abordée.

Dans l'exposé qui suit, je me dispenserai de rapporter celles de mes expériences qui confirment purement et simplement les faits connus; je citerai celles qui seront strictement nécessaires à la compréhension des faits nouveaux.

Cette étude peut se diviser en deux parties :

- a. Influence des radiations lumineuses et calorifiques;
- b. Influence du milieu gazeux qui entoure la plante.

a. — *Influence des radiations lumineuses et calorifiques.*

1. *Chaleur.* — Les radiations calorifiques provoquent la décomposition des acides organiques. Mes expériences sont en accord avec celles de M. H. de Vries et de M. Detmer (1) à ce sujet.

2. *Lumière.* — Les radiations lumineuses provoquent également la décomposition des acides organiques.

Outre les expériences des savants que j'ai cités plus haut, je rappellerai celles que j'ai mentionnées au sujet de la répartition des acides organiques chez le *Crassula arborescens*

(1) Detmer, *Pflanzenphysiologie*.

(Expér. du 9 mai 1890 comparée à celle du 14 mai, p. 28; expér. du 24 février 1891 comparée à celle du 28 février, p. 31).

J'ai suivi également l'action prolongée de la lumière sur la destruction des acides organiques. A cet effet, des pieds de *Crassula arborescens* et de *Sedum dendroideum* ont été soumis à la lumière de deux lampes à incandescence, d'une valeur totale de trente-deux bougies, placées à 80 centimètres en moyenne des végétaux soumis à l'expérience. Ces lampes éclairaient nuit et jour les plantes dont je retirais, de temps à autre, des parties aussi identiques que possible, pour y doser l'acide organique. L'expérience a duré du 29 décembre 1891 au 12 janvier 1892 et m'a donné les résultats suivants (1) :

Noms des plantes.		Quantité d'acide malique en milligr. pour 1 gr. de poids frais.				
		29 déc.	31 déc.	2 janv.	6 janv.	12 janv.
<i>Crassula arborescens</i> ..	{ Lumière.	2,94	2,4	2,1	1,9	1,25
	{ Ombre ..	2,94	2,5	»	2,34	1,57
<i>Sedum dendroideum</i> ..	{ Lumière.	2,66	2,55	2,47	2,32	1,75
	{ Ombre ..	2,65	»	»	2,31	1,82

Les nombres inscrits dans les colonnes successives, vis-à-vis de l'indication « lumière » sont progressivement décroissants. Ainsi *le séjour prolongé d'une plante grasse à une lumière continue, même de faible intensité, y détermine la disparition progressive des acides organiques.*

3. *Obscurité.* — M. de Vries a montré qu'à l'obscurité, pendant une nuit, les plantes grasses produisent des acides organiques. J'ai effectué le dosage de ces acides dans deux rameaux à peu près identiques de *Crassula arborescens*, pourvus chacun de trois feuilles. L'un et l'autre ont été analysés à 5 heures du soir, le 9 mai 1890 : le rameau A après avoir reçu la lumière tout le jour, le rameau B après une exposition de vingt-quatre heures à l'obscurité.

(1) Ces expériences ont été faites au laboratoire d'électricité des Halles (annexe du laboratoire de Botanique de la Sorbonne). Je dois à la générosité de MM. Patin et Naves les lampes avec lesquelles j'ai pu réaliser mes premières recherches à la lumière électrique.

CRASSULA ARBORESCENS.

Rameau A.			Rameau B.		
Feuilles.	Poids frais.	Ac. malique pour 1 gr. de poids frais. gr. milligr.	Feuilles.	Poids frais.	Ac. malique pour 1 gr. de poids frais. gr. milligr.
1 ^{er} verticille.	0,428	0,6	1 ^{er} verticille.	0,868	0,9
2 ^e —	1,040	1,35	2 ^e —	1,9115	1,7
3 ^e —	1,928	1,6	3 ^e —	3,646	2,0

Ainsi, au bout de vingt-quatre heures de séjour à l'obscurité, un rameau de *Crassula arborescens* s'est enrichi en acides organiques dans toutes ses parties. Il n'est pas nécessaire désormais d'opérer sur des rameaux entiers pour étudier les effets de l'*obscurité plus ou moins prolongée* sur le contenu des plantes en acides; il suffira d'observer des feuilles aussi comparables que possible.

J'ai soumis à l'obscurité persistante, à partir du 11 mars 1891, à 11 heures du matin, un pied de *Crassula arborescens* choisi de manière à posséder quatre rameaux également développés sur lesquels je pouvais enlever des feuilles comparables. Une double coiffe de papier noir entourait la cloche sous laquelle était déposé le végétal.

Les quantités d'acides organiques pour 1 gramme de poids frais, fournies par quatre analyses en trois jours, ont été les suivantes :

CRASSULA ARBORESCENS.

Date et heure de l'analyse.	Poids frais des feuilles. gr.	Acide malique pour 1 gr. de poids frais. milligr.
11 mars, 8 h. du matin.....	1,7445	6,16
11 — 6 h. du soir.....	1,8200	7,0
12 — 8 h. du matin.....	2,3016	5,3
13 — —	2,5760	4,5

Le 11 mars, à 8 heures du matin, la plante a reçu pendant deux heures à peine une lumière diffuse faible, car le ciel était couvert. La décomposition des acides organiques y a donc commencé d'une manière insensible : c'est dire que le nombre 6,16 représente la presque totalité des acides pro-

duits pendant les douze heures de nuit (10-11 mars). A 6 heures du soir, après dix heures d'obscurité nouvelle, la proportion d'acide s'élève à 7 ; après cette augmentation qui correspond à peu près au maximum d'acidité, la proportion d'acide diminue d'une façon constante les jours suivants.

D'autres expériences du même genre ont porté sur le *Sedum dendroideum*.

SEDUM DENDROIDEUM.

	Date et heure de l'analyse.	Poids frais des tiges feillées. gr.	Quantité d'ac. malique pour 1 gr. de poids frais. milligr.
Exp. du 28-29 oct. 1891.	28 oct. 8 h. 50 du matin.	6,519	3,2
	28 — 3 h. 50 du soir ..	5,200	3,0
	29 — 8 h. 50 du matin.	5,080	2,5
	29 — 4 h. du soir	7,146	2,5
Exp. du 2-8 mars 1891.	2 mars 8 h. 40 du matin.	6,1600	6,5
	4 — 8 h. 40 —	5,9240	4,9
	6 — 8 h. 40 —	6,1875	3,4
	8 — 8 h. 40 —	3,2050	2,8

Ces recherches concernant le *Sedum dendroideum* montrent que cette espèce végétale acquiert le maximum d'acidité pendant les douze heures d'obscurité de la nuit qui précède l'expérience, différant en cela du *Crassula arborescens*, espèce chez laquelle les acides organiques continuent à se former, faiblement il est vrai, pendant les vingt-quatre premières heures d'obscurité.

Les expériences précédentes, ainsi que celle du 29 décembre 1891 au 12 janvier 1892 (ombre) rapportée à la page 33, concernant deux espèces végétales, charnues à des degrés divers, montrent que :

Le séjour prolongé d'une plante grasse à l'obscurité y détermine la disparition progressive des acides organiques.

M. Hugo de Vries avait déjà énoncé ce fait, mais il a ajouté que la disparition des acides commence, malgré l'obscurité persistante, dès la fin de la première nuit : ce qui est exact pour les plantes de faible carnosité, mais un peu différent pour les plantes très charnues comme le *Crassula arborescens*.

La disparition progressive des acides organiques se produit ainsi, dans les feuilles des plantes grasses, aussi bien par l'effet de la lumière persistante que de l'obscurité prolongée. Les modifications extérieures qu'éprouvent ces feuilles ne sont pas les mêmes dans les deux cas cependant : à la lumière persistante, les feuilles jaunissent rapidement, c'est-à-dire qu'elles parviennent vite à l'état adulte et le sommet des tiges, chez le *Sedum dendroideum*, en particulier, se garnit d'un grand nombre de petits bourgeons axillaires à peine développés.

A l'obscurité prolongée les feuilles perdent peu à peu leur chlorophylle, particulièrement dans la région basilaire, et les nouvelles feuilles qu'émet le bourgeon terminal sont toutes blanches et presque atrophiées.

b. — Influence du milieu gazeux qui entoure la plante. — Les deux gaz dont l'influence m'a paru la plus intéressante à étudier sont l'*oxygène* et l'*acide carbonique*.

1. *Oxygène.* — Le 29 avril 1890 j'ai placé à l'obscurité, pendant sept heures environ, deux rosettes comparables de *Sempervivum tectorum*, l'une A dans un gaz contenant 87,6 p. 100 d'oxygène; l'autre B, dans l'air en contenant 20,72 p. 100. Par l'analyse, ces rosettes ont accusé pour 1 gramme de poids frais :

A	87,60 pour 100 d'oxygène.	3 milligr, 3 d'acide malique.
B	20,72 —	2 — , 8 —

Deux autres rosettes placées, le 3 avril, pendant quatre heures, l'une C dans un gaz contenant 84,6 p. 100 d'oxygène, l'autre D dans l'air en renfermant 20,69 p. 100, ont donné :

C	84,60 pour 100 d'oxygène.	2 milligr, 8 d'acide malique.
D	20,69 —	2 — , 0 —

On déduit de là que :

L'oxygène à haute tension, dans une atmosphère où res-

pirent à l'obscurité pendant quelques heures des *Sempervivum tectorum*, détermine chez ces plantes une notable production d'acide malique.

Des feuilles de *Crassula arborescens*, soumises également à l'action comparée de l'air et de l'oxygène à haute tension, soit à la lumière, soit à l'obscurité, m'ont fourni des résultats identiques le 24 et le 26 février 1891 :

Feuilles.	Proportion p. 100 d'oxygène dans l'air.	Acide malique pour 1 gr. de poids frais. milligr.
Obscurité pendant 23 heures. { A.....	87	3,37
{ B.....	20	2,90
Lumière pendant 7 heures... { C.....	85	2,80
{ D.....	20	2,07

La conclusion précédente est donc susceptible de généralisation. Est-elle encore applicable lorsque l'action de l'oxygène se prolonge pendant plusieurs jours ?

Pour répondre à cette question, j'ai entrepris maintes expériences en procédant ainsi qu'il suit :

Deux pots, l'un de *Crassula arborescens*, l'autre de *Sedum dendroideum*, reposant sur des soucoupes avec un peu d'eau, sont placés sous une cloche rodée et tubulée de 10 litres de capacité. Ce récipient est appliqué, par son bord garni de suif, sur un plateau de verre dépoli. Par la tubulure supérieure on remplit la cloche d'oxygène au moyen d'un tube de caoutchouc communiquant avec un gazomètre à oxygène.

J'ai fait cette opération chaque matin, après avoir détaché une feuille ou un rameau pour l'analyse. Chaque soir, j'ai procédé de même.

Les plantes en expérience se trouvaient ainsi dans une atmosphère presque exclusivement composée d'oxygène, recevant la lumière pendant le jour comme d'ordinaire. Tous les dosages concernant le *Sedum dendroideum* ont été faits à 8 h. 40 du matin et ceux intéressant le *Crassula arborescens* à 9 h. 30 du matin, aux dates indiquées dans le tableau suivant :

Noms des plantes.	Dates des expériences.	Temps écoulé.	Poids frais des feuilles.	Quantité d'ac. malique pour 1 gr. de poids frais. milligr.
<i>Sedum dendroideum</i> .	2 mars ..	Début.	2,738	6,5
	4 — ..	2 jours.	2,827	3,75
	8 — ..	6 —	2,873	3,4
	23 février.	3 jours.	2,060	3,00
<i>Crassula arborescens</i> .	28 —	8 —	2,454	3,75
	28 —	8 —	1,891	3,78
	8 mars ..	16 —	2,0643	2,10
	8 — ..	16 —	1,747	2,28

Le *Sedum dendroideum* a subi, pendant les deux premiers jours, une rapide diminution de l'acide malique qu'il renfermait au début ; dans les jours suivants cette perte est devenue très faible, n'atteignant par jour que les $\frac{12}{100}$ de ce qu'elle a été primitivement. — Les nombres résultant de l'analyse du *Crassula arborescens* accusent une augmentation d'acide malique jusqu'au huitième jour d'exposition dans l'oxygène ; la proportion d'acide s'est affaiblie pendant les jours suivants.

Or il importe de noter que, du 20 au 28 février, le ciel a été sans nuages et le soleil vif ; la lumière solaire a provoqué dans la plante des réactions plus vives que de coutume, réactions dont l'acide malique était l'un des termes pendant la nuit. Et cependant cette augmentation de 3 à 3,78, éprouvée par le *Crassula arborescens*, n'est qu'apparente si on la compare à celle qu'a subie une autre plante identique, vivant à l'air libre pendant cette même période du 20 au 28 février et dans les mêmes conditions d'éclairement. Une feuille de cette seconde plante, analysée le 23 février à 9 heures du matin, renfermait 2 milligr. 66 d'acide malique par gramme de poids frais ; une autre feuille, analysée le 28 février, en contenait 5 milligr. 2. Pareil fait ne s'est pas produit avec le *Sedum dendroideum*, dans la période de moins vive lumière du 2 au 8 mars, car deux rameaux feuillés identiques analysés l'un le 2 mars, l'autre le 6, renfermaient : le premier, 6 milligr. 5 d'acide malique ; le second, 6 milligr. 16.

(Ces deux nombres 6,5 et 6,16 sont à peu près comparables.)

Il résulte des observations précédentes que :

L'influence prolongée de l'oxygène à haute tension détermine chez les Crassulacées une diminution progressive de la quantité d'acides organiques que renferment ces plantes.

J'ai pu vérifier l'exactitude de cette proposition non seulement sur des feuilles détachées çà et là mais encore sur tout l'ensemble des feuilles d'un rameau.

Le 7 mars 1891, j'ai réalisé en effet un dosage comparatif des acides organiques dans toutes les feuilles de deux rameaux identiques pris sur deux pieds de *Crassula arborescens*, l'un resté à l'air libre, l'autre plongé depuis seize jours dans l'oxygène incessamment renouvelé.

Les deux pieds étaient voisins et soumis, par suite, aux mêmes variations d'éclairement et de température. Les résultats de ces deux séries de dosages, effectués de 8 heures à 9 heures du matin, sont les suivants :

CRASSULA ARBORESCENS.

Air.			Oxygène.		
N ^{os} d'ordre des feuilles.	Poids frais des feuilles. gr.	Acide malique pour 1 gr. de poids frais. milligr.	N ^{os} d'ordre des feuilles.	Poids frais des feuilles. gr.	Acide malique pour 1 gr. de poids frais milligr.
1	0,713	4,4	1	0,645	0,9
2	1,648	5,65	2	1,747	2,3
3	1,617	4,2	3	1,657	2,5
4	1,690	3,05	4	2,0643	2,1

La répartition de l'acide organique est la même dans les deux cas, mais le rameau plongé dans l'oxygène est moins riche en acide que celui qui a vécu dans l'air.

La conclusion générale de cette étude relative à l'action de l'oxygène sur les Crassulacées peut s'énoncer ainsi :

Lorsque les Crassulacées sont soumises à l'action prolongée d'un gaz renfermant de 80 à 90 p. 100 d'oxygène, elles présentent pendant les premières heures de leur exposition

dans ce gaz, une augmentation notable de la proportion d'acides organiques qu'elles renferment. Le maximum de cette acidité est atteint au bout d'un temps variable avec la carnosité des espèces étudiées; puis la proportion d'acide va constamment en diminuant, aussi longtemps que se prolonge l'action de l'oxygène.

2. *Acide carbonique.* — J'ai fait quelques expériences à la lumière et à l'obscurité, avec des plantes placées dans des atmosphères de richesse variable en acide carbonique.

Lumière diffuse. — J'exposerai d'abord les dosages effectués en mars 1890 avec des rosettes de *Sempervivum tectorum* placées dans une atmosphère plus ou moins chargée d'acide carbonique, les unes exposées à la lumière diffuse, les autres plongées dans l'obscurité. Ces rosettes ont été choisies, comparables deux à deux, sur la même culture.

SEMPERVIVUM TECTORUM.

DÉSIGNATION des rosettes.	POIDS FRAIS des rosettes.	PROPORTION p. 100 de CO ₂ dans le gaz initial.	OBSERVATIONS.	ACIDE MALIQUE pour 1 gr. de poids frais.
A B	gr. 1,383 1,730	7,2	Dosage après 5 h. de lumière. — d'obscurité.	milligr. 1,63 1,47
C D	1,306 1,051	10,4	Dosage après 5 h. 1/2 de lumière. — d'obscurité.	1,7 1,37
E F	0,4117 0,4775	15,5	Dosage après 5 h. de lumière. — d'obscurité.	1,23 0,93
G H	0,881 0,615	89,3	Dosage après 9 h. de lumière. — immédiat.	2,2 1,2

Ces expériences montrent que sous l'influence d'une lumière diffuse faible, dans un atmosphère riche en acide carbonique, les rosettes de *Sempervivum tectorum* produisent plus d'acide malique qu'à l'obscurité.

L'inverse se produit quand l'atmosphère ne contient pas d'acide carbonique. C'est ce que montrent les chiffres suivants :

I	0,233	{ Pas de {	Dosage après 7 h. de lumière.	1,55
K	0,240		— d'obscurité.	2,3

Obscurité. — Le 17 avril 1890 des rosettes comparables de *Sempervivum tectorum*, prises sur la même culture, ont été soumises à l'obscurité dans des atmosphères contenant des quantités différentes d'acide carbonique. L'acide organique y a été dosé au bout de six heures environ.

SEMPERVIVUM TECTORUM.

Désignation des rosettes.	Poids frais des rosettes. gr.	Proportion pour 100 de CO ² dans le gaz initial.	Acide malique pour 1 gr. de poids frais. milligr.
1	0,825	0,0	0,96
2	0,928	5,9	3,4
3	0,846	17,2	2,5
4	1,110	91,5	2,2

Ici encore la proportion d'acide malique est plus grande chez les rosettes placées dans une atmosphère chargée d'acide carbonique.

Il semble d'après les nombres 0,96, 3,4, 2,5 et 2,2, qu'il existe une proportion d'acide carbonique pour laquelle la quantité d'acide malique produite à l'obscurité soit maximum. Des expériences plus nombreuses seraient nécessaires pour pouvoir l'affirmer.

Le *Crassula arborescens*, étudié au même point de vue que le *Sempervivum tectorum*, conduit à des résultats analogues.

Des considérations qui précèdent se dégage une conclusion générale :

Les Crassulacées s'enrichissent en acides organiques quand elles sont soumises pendant quelques heures à l'influence d'une faible lumière diffuse, comme à l'obscurité, dans une atmosphère chargée d'acide carbonique.

Si l'intensité de la lumière devient vive, si les plantes sont exposées directement à la lumière solaire, par exemple,

la quantité d'acide organique diminue malgré la présence de l'acide carbonique; ceci résulte de l'expérience suivante :

CRASSULA ARBORESCENS.

Feuilles comparables deux à deux.	Poids frais des feuilles.	Radiation.	Proportion moyenne de CO ₂ dans l'air pendant l'expérience.	Acide malique pour 1 gr. de poids frais.
	gr.			milligr.
1	1,999	Obscurité.	1,44	3,00
2	1,952	Lumière solaire.	1,90	2,94
3	1,693	Obscurité.	8,5	3,44
4	1,812	Lumière solaire.	7,9	3,2

Les différences (3—2,94), (3,44—3,2), à l'avantage de l'obscurité, sont cependant faibles et nous permettent d'entrevoir une intensité lumineuse particulière, correspondant à une proportion déterminée d'acide carbonique pour laquelle les Crassulacées ne subiraient aucune variation dans leur richesse en acides organiques.

Ces recherches particulières ne m'ayant paru d'aucune utilité, je ne les ai point entreprises.

LA PRODUCTION DES ACIDES ORGANIQUES
EST-ELLE INDÉPENDANTE DE L'ASSIMILATION DU CARBONE ?

Telle est la question qui s'impose à l'esprit comme suite au sujet qui vient d'être développé.

M. Hugo de Vries (1) dit que dans un espace absolument dépourvu d'acide carbonique pendant l'éclairement du jour, une plante grasse, ayant été mise dans l'impossibilité absolue d'assimiler, fabrique néanmoins des acides organiques pendant la nuit suivante; il conclut de là à l'indépendance entre l'assimilation du carbone et la production des acides organiques.

(1) Hugo de Vries, *loc. cit.*

Cette déduction me paraît exagérée. Une plante ne peut être, à mon avis, considérée comme un laboratoire où s'accompliraient des réactions faites une fois pour toutes. Un exemple pris au hasard fera mieux comprendre ma pensée : Le glucose est mis en réserve dans un végétal sous forme d'amidon ; il peut être ramené, un jour ou l'autre, sous sa forme assimilable sans être pour cela totalement utilisé, et alors la proportion de glucose non utilisée réapparaîtra à l'état d'amidon de réserve.

Pareillement, l'acide malique fabriqué par une *Crassulacée* pendant la nuit, peut disparaître presque totalement sous l'influence de la lumière du jour, être transformé en glucose ou autres principes qui n'entreront que partiellement en jeu dans les réactions chimiques internes ; et la partie de ces produits non utilisée reformera de nouvel acide malique la nuit suivante, avec l'oxygène absorbé par la respiration. On n'a pas le droit, malgré cela, d'en conclure que la production de cet acide est indépendante de l'assimilation du carbone.

C'est dans le même ordre d'idées que je me refuse à considérer, comme l'admet M. Mayer, la formation de l'acide isomalique comme indépendante de toute oxydation.

Les considérations précédentes peuvent ne paraître jusqu'ici qu'une pure spéculation de l'esprit, mais elles perdront ce caractère si l'expérience vient les confirmer. C'est dans ce but que j'ai entrepris des recherches nouvelles sur les *Crassula arborescens* et *Sedum dendroideum*.

Un pot de chacune de ces espèces a été placé, à 8 heures du matin, sous une cloche de verre hermétiquement close, avec un vase renfermant une dissolution concentrée de potasse caustique destinée à absorber l'acide carbonique de l'air confiné. Un premier dosage d'acide malique, dans deux feuilles de *Crassula* et dans quatre feuilles de *Sedum*, a été opéré au moment où les plantes ont été mises sous cloche ; un autre dosage a été réalisé à 6 heures du soir avec des

feuilles comparables aux premières, puis un troisième dosage le lendemain matin à 8 heures.

Les résultats rapportés à 1 gramme de poids frais de la plante sont :

			milligr.
Pour <i>Crassula arborescens</i> :	{ 1 ^{er} dosage....	12 mars, matin.	4,8
	{ 2 ^e —	12 — soir.	3,3
	{ 3 ^e —	13 — matin.	4,0
Pour <i>Sedum dendroideum</i> :	{ 1 ^{er} dosage....	6 — —	6,16
	{ 2 ^e —	6 — soir.	3,2
	{ 3 ^e —	7 — matin.	3,5

Dans les deux cas, il s'est effectivement produit des acides organiques pendant la nuit, sans que la plante ait pu assimiler le jour précédent, mais il faut noter que la proportion de ces acides est notablement moindre pour le *Crassula arborescens*, le 13 mars que le 12; pour le *Sedum dendroideum*, la quantité d'acide formée pendant la nuit du 6 au 7 mars est très faible. Il est à remarquer aussi que le *Sedum dendroideum*, moins charnu que le *Crassula*, contient moins de réserves.

L'assertion de M. de Vries, déjà rendue douteuse par ces résultats, ne peut plus être soutenue lorsqu'on examine les nombres résultant de l'expérience suivante, réalisée les 8 et 9 mars 1891 avec un jeune pied de *Sedum dendroideum*.

			milligr.
<i>Sedum dendroideum</i> .	{ 1 ^{er} dosage.....	8 mars, matin.	3,5
	{ 2 ^e —	8 — soir.	2,65
	{ 3 ^e —	9 — matin.	2,45

Conclusion. — La formation des acides organiques, chez les *Crassulacées*, pendant la nuit, dépend de l'assimilation du carbone effectuée par ces plantes à la lumière des jours précédents.

Cette conclusion pouvait être entrevue d'ailleurs, puisque l'étude de la répartition des acides organiques aux divers points d'une tige feuillée de *Crassulacée* nous a montré que les feuilles vertes encore jeunes, parfaitement étalées, sont les plus riches en acides. Il y a, d'après cela, une corrélation

évidente entre la production des acides organiques et le développement de la chlorophylle.

Recherches complémentaires relatives à la transformation des acides organiques chez les plantes grasses. — Il résulte des recherches précédemment exposées que l'action prolongée de l'obscurité, comme aussi celle de l'oxygène, détermine la disparition progressive des acides organiques chez les Crassulacées. L'acide malique existe presque à l'exclusion de tout autre dans le *Sedum dendroideum*; cette espèce végétale m'a paru propre à l'étude des transformations de l'acide organique soit à l'obscurité prolongée, soit dans un gaz riche en oxygène.

Le 13 mars 1891 j'ai pris, sur trois pieds de *Sedum dendroideum*, une tige pourvue de treize feuilles. L'un des pieds s'était développé à l'air libre; le second était à l'obscurité depuis huit jours, et le troisième dans l'oxygène depuis six jours. Les extraits aqueux provenant des trois rameaux ont été divisés chacun en deux portions : l'une a servi à doser la quantité d'acide malique que contenait la plante par gramme de poids frais; l'autre, versée goutte à goutte dans un volume déterminé de liqueur de Violette jusqu'à réduction totale, a permis d'apprécier la richesse en glucose de l'extrait. Comme le changement de coloration de la liqueur de Violette est difficile à apprécier, j'ai préféré recueillir, dessécher et peser le sous-oxyde de cuivre précipité.

Les résultats de ces dosages sont les suivants :

SEDUM DENDROIDEUM.

Désignation de la plante.	Conditions d'existence.	Poids frais. gr.	Pour 1 gramme de poids frais.	
			Acide malique, milligr.	Sous-oxyde de cuivre précipité, milligr.
Rameau avec 13 feuilles.	Air libre.....	7,882	3,1	3,2
	8 jours à l'obscurité...	10,778	1,24	4,2
	6 jours dans l'oxygène.	7,228	4,3	7,8

Si la proportion d'acide malique est inférieure chez les plantes qui ont séjourné soit à l'obscurité, soit dans l'oxygène, en revanche la proportion de glucose est notablement plus grande que chez la plante demeurée à l'air libre. La quantité de glucose est même très élevée dans le *Sedum* soumis à l'action de l'oxygène.

Le *Crassula arborescens* m'a conduit à des résultats identiques. Mais cette dernière espèce présente un inconvénient en ce que le tannin réduit aussi la liqueur de Violette; il se forme un coagulum brunâtre qui rend difficile à apprécier la fin de la réduction.

Pour le *Sedum dendroideum* même, où la réduction est plus facile à suivre, une légère teinte verdâtre modifie la couleur bleue du réactif et nécessite, de la part de l'opérateur, un certain nombre d'expériences préliminaires qui lui permettent de juger avec assez d'exactitude le moment de la réduction totale.

Comme il y a inégalité de rapport entre les quantités d'acide malique disparu et de glucose formé, on ne peut déduire de ce qui précède autre chose que ceci :

Le glucose est un des produits de transformation de l'acide malique.

Tout ce qu'on sait des transformations chimiques cellulaires nous permettait de prévoir ce résultat.

§ 3. — Proportion comparée des acides organiques dans les espèces grasses d'une même famille.

L'étude de la constitution chimique des plantes grasses nous a montré les principales familles caractérisées, en quelque sorte, par l'une des substances chimiques qui les composent :

Les Crassulacées renferment l'acide malique;

Les Mésembryanthémées renferment l'acide oxalique;

Les Cactées, de l'acide malique et surtout des gommés.

Les dosages comparatifs dont il est ici question ne peuvent être faits, avec quelque signification, que sur les plantes

d'une même famille dans le but de nous faire connaître *une relation possible entre la proportion de l'acide organique chez les plantes considérées et la structure de ces mêmes plantes.*

Mes expériences intéressent la famille des Crassulacées.

Diverses espèces, implantées dans la serre de la Sorbonne depuis un ou deux ans, s'y sont normalement développées, dans des conditions identiques pour toutes (point qu'il n'est pas indifférent de signaler). Le *Sedum acre* est transformé en une variété à tige grêle élancée, pourvue de feuilles allongées, par suite d'une humidité plus grande que d'ordinaire (ses stations naturelles sont, en effet, les murs, les bords des chemins). Les *Sedum album* et *reflexum* sont originaires de la forêt de Fontainebleau; ils ont conservé leurs caractères. Le *Sedum Telephium* provient d'un jardin de campagne; le *Sedum carneum*, du Luxembourg où il est cultivé comme bordures de corbeilles. Les *Sedum dendroideum* et *Crassula arborescens* m'ont été fournis par un horticulteur de Saint-Ouen.

Un rameau feuillé a été détaché de chacune de ces espèces le 16 juillet 1891 à 9 heures du matin; le dosage des acides organiques a été effectué pour tous les rameaux, aussi rapidement que possible, par le procédé ordinaire.

CRASSULACÉES.

Noms des plantes.	Poids frais.	Acide malique
		pour 1 gr. de poids frais.
	gr.	milligr.
<i>Sedum acre</i>	1,2330	1,76
— <i>Telephium</i>	4,5630	2,4
— <i>carneum</i>	2,8745	3,5
— <i>reflexum</i>	0,7745	4,55
— <i>album</i>	1,7415	6,15
— <i>dendroideum</i>	4,1600	7,65
<i>Crassula arborescens</i>	6,6003	14,2

Les Crassulacées renferment donc des proportions différentes d'acides organiques à égalité de poids frais. Les espèces ont été rangées, dans ce tableau, par ordre croissant d'acidité; on peut remarquer qu'elles sont aussi disposées

par ordre croissant de carnosité. Il me paraît possible d'admettre qu'il existe une relation directe entre la richesse d'une *Crassulacée* en acides organiques et le développement du parenchyme de la même plante, le développement du parenchyme caractérisant la carnosité de la plante.

Je consacrerai une partie du deuxième chapitre de ce travail à la vérification de l'exactitude de cette idée.

CHAPITRE II

PROPORTION ET RÉPARTITION DE L'EAU CHEZ LES PLANTES GRASSES. — TURGESCEANCE ET TRANSPIRATION.

§ 1. — Proportion et répartition de l'eau chez les plantes grasses.

Les plantes grasses renferment-elles une forte proportion d'eau ?

Le moyen de le reconnaître consiste, après avoir déterminé le poids frais d'une plante (ou d'un organe), à la dessécher le plus rapidement possible à l'étuve à 110° et à peser l'extrait sec.

Soient P le poids frais de la plante et p son poids sec ; $P-p$ représente le poids de l'eau qu'elle renfermait. On effectue d'ordinaire le rapport $\frac{P-p}{p}$ qui exprime la proportion de l'eau renfermée dans la plante, rapportée à 1 gramme de poids sec.

L'étude de la quantité et de la répartition de l'eau chez les plantes grasses, effectuée d'après le procédé élémentaire qui précède, comprendra deux séries de recherches :

A. Quantité d'eau contenue dans la tige et les feuilles des plantes grasses, comparée à celle des végétaux ordinaires.

B. Répartition de l'eau dans les diverses parties d'une plante grasse.

Je me suis borné à faire ces recherches dans la tige et les

feuilles parce que je me suis exclusivement occupé de ces organes dans l'étude de la transpiration.

A. — *Quantité d'eau renfermée dans la tige et les feuilles des plantes grasses et des plantes ordinaires.* — On ne peut déterminer les quantités d'eau contenues dans diverses espèces végétales qu'à la condition de prendre une moyenne des résultats fournis par l'étude du rapport $\frac{P-p}{p}$, pour chacune de ces espèces à divers états de développement; et cette moyenne n'est, pour chaque espèce, qu'une valeur approchée susceptible de subir des variations, parfois importantes, avec la température et l'état hygrométrique du milieu où l'espèce a été suivie dans son développement.

Pour établir cette moyenne, j'ai fait un grand nombre de pesées, concernant tout au moins les espèces grasses qui m'intéressent le plus ici. Mon but a moins été d'obtenir des moyennes très exactes que des nombres approchés me permettant d'établir une comparaison entre les proportions d'eau que renferment les espèces grasses et les espèces non charnues.

Le tableau suivant renferme, dans la quatrième colonne, les moyennes du rapport $\frac{P-p}{p}$ pour chacune des espèces étudiées.

FAMILLES.	ESPÈCES.	NATURE DES ORGANES.	P — p p
<i>Conifères</i>	<i>Picea excelsa</i>	Rameaux jeunes.	1.9
<i>Araliacées</i>	<i>Hedera Helix</i>	Id.	2.9
<i>Apocynées</i>	<i>Nerium Oleander</i>	Id.	2.9
<i>Chénopodées</i>	<i>Atriplex portulacoides</i>	Tige feuillée.	3.6
<i>Labiées</i>	<i>Calamintha Nepeta</i>	Id.	3.9
<i>Papilionacées</i>	<i>Phaseolus multiflorus</i>	Feuilles.	5.4
<i>Scitaminées</i>	<i>Canna indica</i>	Id.	6.6
<i>Cactées</i>	<i>Rhipsalis salicornioides</i>	Rameau.	6.6
<i>Liliacées</i>	<i>Tulipa europæa</i>	Feuilles.	6.7
<i>Euphorbiacées</i>	<i>Ricinus communis</i>	Id.	6.8
<i>Graminées</i>	<i>Triticum sativum</i>	Jeunes plantes.	7.7
<i>Euphorbiacées</i>	<i>Euphorbia rhipsaloides</i>	Rameau.	9.2
<i>Crassulacées</i>	<i>Crassula tetragona</i>	Tige feuillée.	10.0
<i>Euphorbiacées</i>	<i>Euphorbia grandidentata</i>	Tige.	10.2
<i>Papilionacées</i>	<i>Lupinus albus</i>	Tige feuillée.	10.3
Id.	<i>Faba vulgaris</i>	Id.	10.3
<i>Crassulacées</i>	<i>Sempervivum Bollii</i>	Id.	11.1
<i>Liliacées</i>	<i>Galanthus nivalis</i>	Id.	11.6
<i>Nyctaginées</i>	<i>Mirabilis Jalapa</i>	Id.	11.6
<i>Crassulacées</i>	<i>Echeveria glauca</i>	Id.	11.7
<i>Cactées</i>	<i>Pereskia aculeata</i>	Tige feuillée jeune.	11.9
<i>Crassulacées</i>	<i>Sedum Telephium</i>	Tige feuillée.	12.2
Id.	<i>Sedum acre</i>	Id.	12.5
<i>Cactées</i>	<i>Opuntia intermedia</i>	Raquette d'un an.	12.8
<i>Crassulacées</i>	<i>Sedum reflexum</i>	Tige feuillée.	13.4
Id.	<i>Sempervivum tectorum</i>	Id.	13.9
<i>Cactées</i>	<i>Mamillaria Scochiana</i>	Tige sphérique.	13.9
Id.	<i>Opuntia monacantha</i>	Raquettes variées.	14.6
<i>Crassulacées</i>	<i>Sedum oxypetalum</i>	Tige feuillée.	15.2
<i>Cactées</i>	<i>Phyllocactus grandiflorus</i>	Rameau.	15.6
<i>Mésembrianthémées</i>	<i>Mesembrianthemum deltoïdes</i>	Tige feuillée.	17.3
<i>Cactées</i>	<i>Opuntia dejecta</i>	Raquettes.	17.8
<i>Crassulacées</i>	<i>Sedum carneum</i>	Tige feuillée.	18.5
Id.	<i>Sedum album</i>	Id.	18.8
<i>Mésembrianthémées</i>	<i>Mesembr. Cooperi</i>	Id.	19.8
<i>Crassulacées</i>	<i>Crassula arborescens</i>	Id.	20.8
<i>Cactées</i>	<i>Opuntia cylindrica</i>	Tige.	21.5
<i>Crassulacées</i>	<i>Rochea falcata</i>	Feuilles.	21.8
<i>Cactées</i>	<i>Opuntia tomentosa</i>	Raquettes.	22.7
<i>Crassulacées</i>	<i>Sedum dendroideum</i>	Tige feuillée.	23.8
<i>Cactées</i>	<i>Opuntia maxima</i>	Raquettes variées.	26.0
<i>Mésembrianthémées</i>	<i>Mesembrianth. cristallinum</i> ..	Tige feuillée.	27.2
<i>Crassulacées</i>	<i>Crassula arborescens</i>	Feuilles.	29.7
<i>Cactées</i>	<i>Opuntia robusta</i>	Raquettes.	30.9

Les noms des espèces non grasses sont écrits, dans le tableau, en italique; ceux des espèces charnues, en caractères ordinaires. Il a été établi des séries d'après la valeur du rapport $\frac{P-p}{p}$: la première comprend les espèces végétales pour lesquelles ce rapport égale de 1 à 5; pour la deuxième série, le rapport s'étend de 1 à 10; pour la troisième, de 10 à 15; la quatrième comprend toutes les espèces pour lesquelles le rapport $\frac{P-p}{p}$ est supérieur à 15.

La première série ne renferme que des espèces non charnues; la deuxième en est aussi presque uniquement constituée dans la troisième, les espèces grasses prédominent et dans la quatrième série il n'y a que des espèces charnues.

Il résulte de l'examen des nombres consignés dans le tableau et des observations qui précèdent que :

1° *Les plantes ordinaires renferment beaucoup moins d'eau que les plantes grasses en général.*

2° *Les familles auxquelles appartiennent les espèces végétales les plus riches en eau sont principalement les Cactées, les Crassulacées et les Mésembrianthémées.*

3° *Il n'existe pas de limite nettement tranchée entre les espèces végétales les moins charnues et les plantes ordinaires annuelles.* Ainsi le *Rhipsalis salicornioides*, une Cactée, laisse assez loin derrière lui certaines Papilionacées telles que la Fève et le Lupin; mais cette Cactée est caractérisée par une tige grêle qui présente une série de nodosités formées à chaque période végétative et les seules pourvues d'un parenchyme assez développé.

4° *Les familles de plantes grasses citées précédemment renferment des espèces que leur richesse en eau éloigne parfois beaucoup les unes des autres.*

Dans la série exposée plus haut, les représentants de ces diverses familles sont inscrits dans un ordre tel qu'il est impossible d'attribuer à l'une d'elles, la famille des Cactées

par exemple, prise dans son ensemble, une richesse en eau supérieure à celle de toute autre famille.

5° *La proportion d'eau est d'autant plus grande chez les diverses espèces d'une même famille que ces espèces sont plus charnues.* Ainsi, dans la famille des Cactées, le *Pereskia aculeata* et le *Phyllocactus grandiflorus* sont des espèces pourvues, la première de feuilles bien développées, la deuxième d'une tige aplatie, aliforme; espèces contenant relativement peu de parenchyme, surtout si on les compare aux *Opuntia dejecta*, *cylindrica*, *tomentosa*, etc... Aussi les premières espèces contiennent moins d'eau que les espèces plus épaisses.

Cette règle comporte quelques exceptions : dans le cas où la cuticule est très épaisse (*Opuntia intermedia*) et les piquants nombreux ou extrêmement développés (*Mamillaria seochiana*).

B. — *Répartition de l'eau dans les diverses parties d'une plante grasse.*

Les plantes grasses, en raison de leur turgescence, présentent pour cette recherche une petite difficulté que n'offrent pas les végétaux ordinaires. Quand on sectionne une plante grasse, de développement assez considérable, on perd ordinairement une petite quantité de liquide sur les sections opérées. Aussi ai-je choisi pour l'expérience le *Crassula arborescens* dont la tige est formée d'entre-nœuds facilement séparables et dont les feuilles se détachent sous un petit effort. Les diverses feuilles d'une rosette de *Sempervivum tectorum* peuvent également être séparées facilement de la tige; dans cette espèce, j'ai étudié la répartition de l'eau sauf dans la tige dont les entre-nœuds sont trop courts pour qu'on y puisse faire les mêmes observations que chez le *Crassula*. Les raquettes d'*Opuntia* présentent au plus haut point l'inconvénient de perdre du liquide lorsqu'on les coupe en fragments; aussi doit-on, pour rendre cette erreur à peu près négligeable, les débiter en fragments assez gros, la quantité de

liquide perdu étant faible vis-à-vis de la masse volumineuse que l'on dessèche.

Ces remarques établies, envisageons les expériences et les résultats qui en découlent.

a. *Tige et feuilles*. — Le 18 octobre 1891, j'ai isolé tous les entre-nœuds et toutes les feuilles d'un pied de *Crassula arborescens*. Il s'y trouvait douze entre-nœuds et cinq verticilles de feuilles (les plus jeunes) que j'ai successivement pesés et mis à l'étuve pendant plusieurs jours jusqu'à complète dessiccation. Le poids sec de tous ces fragments a été déterminé, ainsi que la proportion d'eau par gramme de poids sec

$$\frac{P-p}{p}.$$

CRASSULA ARBORESCENS.

Nos d'ordre des entre-nœuds et des verticilles.	Poids frais. gr.	Poids sec. gr.	$\frac{P-p}{p}$	Moyenne du rapport $\frac{P-p}{p}$
1 ^{er} entre-nœud et bourgeon terminal..	0.1013	0.0077	12.16	Tige. 11.95
2 ^e —	0.1042	0.0076	12.71	
3 ^e —	0.1633	0.0114	13.52	
4 ^e —	0.2009	0.0147	12.67	
5 ^e —	0.5265	0.0364	13.46	
6 ^e —	0.6860	0.0486	13.11	
7 ^e —	0.6783	0.0537	11.63	
8 ^e —	0.7769	0.0600	11.95	
9 ^e —	1.0129	0.0840	11.06	
10 ^e —	0.5864	0.0540	9.86	
11 ^e —	1.0060	0.0904	10.13	
12 ^e —	1.7614	0.1443	11.19	
1 ^{er} verticille foliaire	0.9380	0.0282	32.26	Feuilles. 29.72
2 ^e —	2.4441	0.0848	27.82	
3 ^e —	3.9116	0.1171	32.40	
4 ^e —	4.4909	0.1377	31.61	
5 ^e —	4.9560	0.1941	24.53	
Branche latérale détachée au niveau du 3 ^e entre-nœud avec 3 verticilles fo- liaires	5.3117	0.2069	24.80	24.80
Moyenne de $\frac{P-p}{p}$ pour les 3 premiers entre-nœuds et les 3 pre- miers verticilles de la tige principale				20.50

Les résultats inscrits dans la quatrième colonne offrent matière à plusieurs conclusions intéressantes :

1° La quantité d'eau contenue dans la tige est environ trois fois moindre que dans les feuilles.

La proportion d'eau contenue dans les divers entre-nœuds de la tige subit ici des oscillations traduites d'une manière

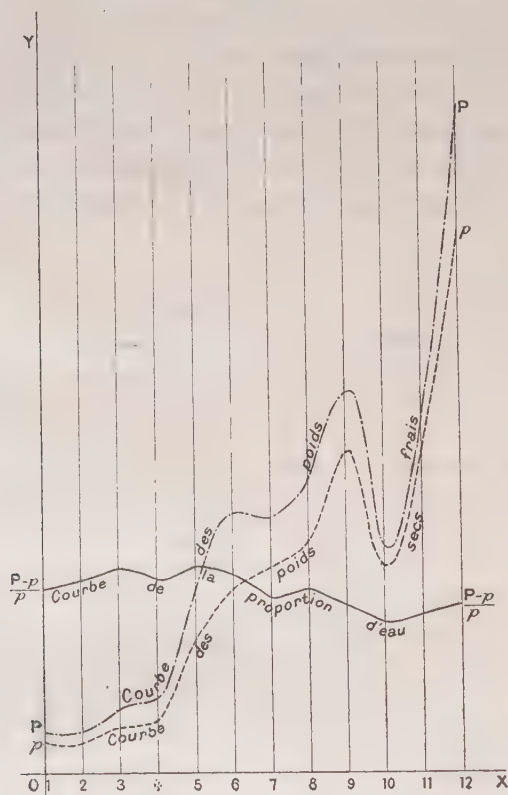


Fig. 3. — *Crassula arborescens*. 1 à 12. — Entre-nœuds successifs de la tige à partir du sommet. — Courbe des poids frais (P.P) par traits et par points; un demi-millimètre, sur les ordonnées, correspond à 1 centigramme de poids frais de l'organe étudié. — Courbe des poids secs (p.p) par points; un demi-millimètre, pris sur les ordonnées, correspond à 1 milligramme de poids sec. — Courbe des proportions d'eau en trait plein ($\frac{P-p}{p}$); chaque unité de ce rapport est représentée sur les ordonnées par une longueur de 2 millimètres.

plus frappante par la courbe ci-jointe. Ces oscillations du rapport $\frac{P-p}{p}$ correspondent à des inflexions et des rebrous-

sements de la courbe des poids frais. Partout où se trouvent des inflexions de cette courbe (P,P) des abaissements du rapport $\frac{P-p}{p}$ y correspondent, c'est-à-dire que la proportion d'eau diminue dans un entre-nœud, tel que le dixième par exemple, dont le développement est moindre que celui des entre-nœuds qui le comprennent, comme le neuvième et le onzième, dans l'exemple qui nous occupe ici.

Ce fait est facile à comprendre : chaque entre-nœud est pourvu à ses deux extrémités, chez le *Crassula arborescens*, d'un bourrelet de tissu avec beaucoup de cellules subérifiées ; le tissu conducteur émet dans ces bourrelets un nombre important de faisceaux se rendant, les uns aux feuilles, les autres aux racines adventives qui partent fréquemment de cette région dans les entre-nœuds inférieurs. Pour ces raisons, deux entre-nœuds consécutifs de longueur inégale renferment des quantités de parenchyme *proportionnellement* différentes ; l'entre-nœud le plus court en contient le moins.

Laissant de côté ces variations secondaires de la courbe $\frac{P-p}{p}$ pour ne tenir compte que de son allure générale, on voit que, tout en présentant une courbure de faible amplitude, elle s'éloigne lentement de l'axe des abscisses, atteint un maximum du troisième au sixième entre-nœud, pour redescendre peu à peu jusqu'aux entre-nœuds inférieurs de la tige.

Or du troisième au sixième entre-nœud sont insérées les feuilles adultes parfaitement vivantes, non encore altérées. Il me paraît naturel de déduire de ces observations que :

2° *La quantité d'eau répartie dans la tige augmente progressivement à partir du sommet jusqu'en un point de la tige correspondant aux feuilles adultes parfaitement vivantes, puis diminue jusqu'à la base de la tige.*

La proportion d'eau, contenue dans un rameau de *Crassula arborescens*, est supérieure à celle que renferme la partie supérieure de la tige pourvue exactement des mêmes parties

et présentant le même développement. Dans le tableau qui précède on voit en effet cette proportion d'eau atteindre 24,80 pour un rameau latéral, alors qu'elle est de 20,50 pour la partie supérieure correspondante de la tige principale.

En outre, le 22 octobre 1891, j'ai choisi un pied de *Crassula arborescens* avec quatre ramifications latérales que j'ai pesées et desséchées, ainsi que le sommet de la tige.

CRASSULA ARBORESCENS.

Parties étudiées.	Point d'insertion sur la tige.	Nombre de feuilles.	Poids frais. gr.	Poids sec. gr.	$\frac{P-p}{p}$
Tige principale ...	»	8 feuilles.	10.0695	0.5044	18.96
1 ^{er} rameau latéral.	4 ^e nœud.	6 f. petites.	3.1015	0.1754	16.68
2 ^e —	5 ^e —	6 feuilles.	5.3512	0.2826	17.94
3 ^e —	7 ^e —	8 —	10.5885	0.5122	19.67
4 ^e —	10 ^e —	8 —	8.5570	0.4055	20.22

La partie terminale de la tige ne peut être comparée, comme développement, qu'aux troisième et quatrième rameaux latéraux, ainsi que le montrent leurs poids frais; et, chez ces derniers, les proportions d'eau sont 19,67 et 20,22, supérieures à 18,96 pour la tige principale. D'où l'on déduit :

3° *Les diverses ramifications d'une plante grasse sont plus riches en eau que les parties identiques de la tige principale à la même époque.*

Cette conclusion est différente de celle à laquelle M. Henri Jumelle est arrivé avec les plantes ordinaires.

b. *Feuilles.* — Le faible nombre de verticilles foliaires portés par la tige de *Crassula* étudiée plus haut ne permet par de déduction certaine quant à la répartition de l'eau dans les feuilles successives d'une plante. C'est pour cette raison que j'ai eu recours au *Sempervivum tectorum* qui renferme beaucoup de feuilles insérées sur la tige suivant le cycle $\frac{3}{8}$.

Le 12 février 1890, j'ai desséché dans l'étuve à 110°, après

les avoir pesées préalablement, les feuilles détachées de deux en deux d'une rosette de *Sempervivum*.

SEMPERVIVUM TECTORUM.

N ^{os} d'ordre des feuilles.	Poids frais.	Poids sec.	$\frac{P-p}{p}$	Moyenne du rapport
	gr.	gr.		$\frac{P-p}{p}$
Feuille prise près du bourgeon terminal.	0.0067	0.0006	10.2	15.3
2	0.0125	0.0008	14.6	
4	0.0165	0.0009	17.3	
6	0.0237	0.0014	15.9	
8	0.0350	0.0018	18.4	
10	0.0448	0.00235	18.0	
12	0.0614	0.00335	17.3	
14	0.0708	0.0041	16.3	
16	0.0780	0.0054	13.4	
18	0.0772	0.0061	11.7	

Une autre série de feuilles détachées d'une deuxième rosette et de la même manière m'a donné des résultats comparables aux précédents.

SEMPERVIVUM TECTORUM.

N ^{os} d'ordre des feuilles.	Poids frais.	Poids sec.	Proportion d'eau pour 1 gr. de poids sec	Moyenne du rapport
	gr.	gr.	$\frac{P-p}{p}$	$\frac{P-p}{p}$
2	0.00875	0.0011	7.0	10.9
4	0.02215	0.0020	10.1	
6	0.03685	0.0029	11.7	
8	0.0432	0.0037	10.6	
10	0.06285	0.0048	12.1	
12	0.08365	0.0060	12.9	
14	0.0933	0.0075	11.4	
16	0.1163	0.0090	11.9	

Des nombres contenus dans les deuxièmes et quatrièmes colonnes des deux tableaux qui précèdent se dégagent des conclusions identiques à celles qui ont été formulées pour la tige feuillée du *Crassula arborescens*. On peut voir en effet par l'examen des courbes (fig. 4) que, sauf une oscillation secondaire concernant la feuille 6 :

La courbe de la proportion d'eau s'élève graduellement à

partir des feuilles du centre de la rosette, atteint son maximum intéressant les feuilles de la région moyenne (ce sont les plus jeunes parmi les feuilles bien étalées, présentant leur

face supérieure à la lumière); puis la courbe descend peu à peu, montrant que les feuilles adultes de la périphérie sont de moins en moins riches en eau.

C. Raquette d'*Opuntia*.

— Le 17 octobre 1891, j'ai découpé une raquette allongée d'*Opuntia dejecta*, âgée de quatre mois, en six tranches, par des plans perpendiculaires à son axe longitudinal. Les six fragments ont été pesés, puis séchés à l'étuve.

J'en ai fait autant pour une raquette âgée d'*Opuntia tomentosa* qui avait précédemment donné naissance à nombre de raquettes jeunes. Cette raquette âgée a été divisée en cinq tranches seulement dont les deux inférieures comprenaient la partie de la raquette située au-dessous du ni-

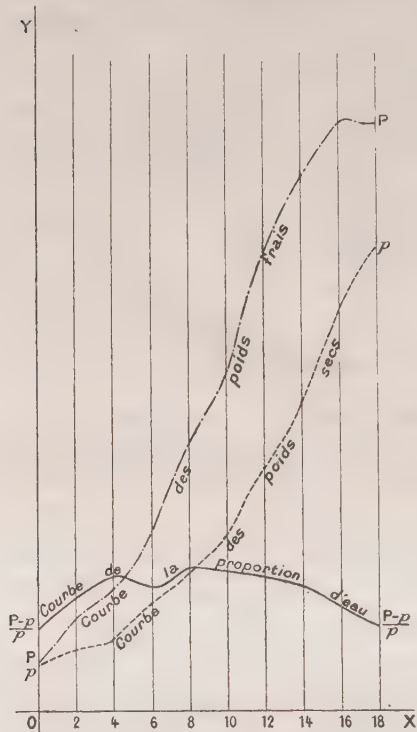


Fig. 4. — *Sempervivum tectorum*. — 0 à 18 feuilles successives à partir du sommet. — Courbe des poids frais (P.P) par traits et par points; 1 millimètre pris sur les ordonnées correspond à 1 milligr. de poids frais de la feuille. — Courbe des poids secs (p.p) par points; 1 millimètre sur les ordonnées correspond à $\frac{1}{10}$ de milligr. de poids sec. — Courbe de la proportion d'eau en traits pleins $\frac{P-p}{p}$; chaque unité de ce rapport est représentée sur les ordonnées par 1 millimètre (Expér. du 12 février 1890).

veau du sol; cette région ayant émis un certain nombre de racines adventives présentait un développement important de faisceaux conducteurs de la sève.

OPUNTIA DEJECTA.				OPUNTIA TOMENTOSA.			
N ^{os} d'ordre des fragments.	Poids frais.	Poids sec.	$\frac{P-p}{p}$	N ^{os} d'ordre des fragments	Poids frais.	Poids sec.	$\frac{P-p}{p}$
	gr.	gr.			gr.	gr.	
1 au sommet	1.1872	0.0747	14.9	1 au sommet	14.7420	1.0929	12.49
2	1.0842	0.0610	16.77	2	29.7370	1.5070	18.73
3	1.2260	0.0652	17.80	3	43.1381	2.1078	19.46
4	1.3392	0.0679	18.72	4	36.4592	2.0926	16.42
5	1.7117	0.0819	19.9	5	20.8609	1.7308	11.05
6 à la base	1.9354	0.0945	19.48				

Dans la raquette jeune d'*Opuntia dejecta* la proportion d'eau croît assez régulièrement du sommet à la base, sauf pour le dernier fragment où la diminution est due à la pénétration, dans cette portion rétrécie de la raquette, des faisceaux conducteurs de la sève, au détriment de l'extension du parenchyme.

Les fragments 4 et 5 de l'*Opuntia tomentosa* renferment une moindre proportion d'eau que les parties 2 et 3 pour la même raison.

Ainsi chez les raquettes de Cactées, c'est la région moyenne qui renferme le plus d'eau; il est utile de remarquer que c'est aussi la région où le parenchyme est le plus développé. — Cette conclusion est analogue à celle qui a été précédemment formulée pour les tiges des Crassulacées.

Conclusions du § 1. — Il résulte de l'étude relative à la quantité et à la répartition de l'eau chez les plantes grasses que :

A poids frais égal :

1° Les plantes grasses contiennent en général une bien plus forte proportion d'eau que les végétaux non charnus ;

2° Pour une même famille de plantes grasses, les espèces les plus riches en eau sont aussi les plus charnues ;

3° La répartition de l'eau est inégale dans toute l'étendue d'une plante grasse :

a. — Dans les tiges feuillées des Crassulacées, la quantité d'eau s'accroît à partir du sommet jusqu'en un certain point

de la tige qui correspond aux feuilles en complète activité ; puis il y a diminution progressive de la quantité d'eau jusqu'à la base de la tige.

b. — Les feuilles encore jeunes et parfaitement exposées à la lumière sont les plus riches en eau ;

c. — Chez les raquettes d'Opuntia, comme chez les tiges de Crassulacées, c'est dans la région moyenne la plus parenchymateuse, que la proportion d'eau est la plus élevée.

§ 2. — Turgescence et transpiration. — Causes de la turgescence des plantes grasses.

Les plantes grasses renferment des acides organiques en dissolution dans le suc cellulaire, comme l'acide malique chez les Crassulacées et l'acide oxalique chez les Mésembrianthémées. Des gommes en parties solubles, en partie insolubles dans l'eau, se rencontrent, outre l'acide malique, chez les Cactées. J'ai montré précédemment que la disparition des acides organiques correspond à une augmentation de glucose. Les gommes, qui peuvent donner aussi du glucose par hydratation sous l'influence de traces d'acide chlorhydrique ou sulfurique dans un tube à essais, le peuvent sans aucun doute dans le végétal même, par l'action des acides organiques.

Toute plante grasse renferme donc des produits divers (acides organiques, gommes, glucose) dont le rôle paraît être d'y retenir l'eau, de provoquer et d'entretenir la turgescence de ses organes. L'expérience nous montre en effet que ces substances organiques, isolées des végétaux, influent sur l'évaporation des dissolutions qui les contiennent.

1° De l'évaporation des dissolutions aqueuses. — J'ai entrepris quelques recherches ayant pour but de préciser l'influence des principes organiques sur l'évaporation de l'eau dans laquelle ils sont dissous. La proportion d'acides organiques accusée par les dosages étant en moyenne de 2 à 4 p. 1000 chez les plantes grasses, les dissolutions étudiées

ont été préparées à ces titres, soit de 2, soit de 4 p. 1000.

Le 25 octobre 1890, ayant choisi trois petites éprouvettes de verre de dimensions rigoureusement égales, j'y ai versé jusqu'*au même niveau* : dans la première, de l'eau pure ; dans la seconde, une solution d'acide malique à 2 p. 1000 ; dans la troisième, une solution d'acide oxalique à 2 p. 1000 également. Les éprouvettes, préalablement tarées, ont été placées à l'obscurité, sur la tablette du milieu, dans une grande étuve de Wiesnegg, entre des verres d'égales dimensions et renfermant la même proportion d'acide sulfurique (fig. 5).



Fig. 5. — 1, 2, 3, éprouvettes renfermant l'acide sulfurique. — 4, 5, 6, éprouvettes contenant l'eau pure et les dissolutions.

La température a été maintenue à 14° pendant toute la durée de l'expérience.

Les résultats obtenus dans cette expérience, et dans une autre identique faite le 27 octobre, sont les suivants :

	Nature du liquide.	Début de l'expé- rience. matin.	Fin de l'expé- rience. soir.	Perte totale de poids par évaporation. gr.	Perte en une h. gr.	Perte rapportée à l'unité pour l'eau pure.
25 octobre.	Eau pure	9 ^h 34	4 ^h 24	0.0723	0.0106	1.00
	Acide malique.	9 ^h 45	4 ^h 5	0.0615	0.0090	0.85
	— oxalique.	9 ^h 23	4 ^h 43	0.0694	0.0102	0.96
27 octobre.	Eau pure	9 ^h 43	5 ^h 3	0.0803	0.0102	1.00
	Acide malique.	9 ^h 4	4 ^h 54	0.0742	0.0095	0.93
	— oxalique.	9 ^h 9	4 ^h 59	0.9759	0.0097	0.95

Les nombres contenus dans la sixième colonne nous montrent que l'eau s'évapore plus vite que les dissolutions salines pures.

Des expériences de cette nature ne doivent pas être trop prolongées. M. Duclaux (1) a montré qu'exposées à l'air et à la lumière, des solutions de divers acides organiques se modifient par des combustions lentes, les produits organiques

(1) Duclaux, *Sur les actions comparées de la chaleur et de la lumière solaire*. (Comptes rendus de l'Académie des sciences, 1887, p. 294.)

qu'elles renferment se disloquant et se transformant en éléments plus simples. J'ai vérifié le fait en ce qui concerne l'acide oxalique en particulier. Il est probable que ce phénomène est accompagné d'un dégagement de chaleur qui active l'évaporation de la dissolution. Je dois dire cependant que ce dégagement est peu appréciable, puisqu'il ne m'a pas été révélé par un thermomètre marquant le $\frac{1}{20}$ de degré.

En tout cas, lorsque j'ai prolongé la durée d'expériences comme les précédentes, j'ai remarqué que les dissolutions, fraîches au début, perdent moins que l'eau pure par évaporation, tandis qu'au bout de quelque temps elles peuvent perdre davantage.

	Nature du liquide.	Début de l'expé- rience.	Fin de l'expé- rience.	Perte totale de poids par évaporation.	Perte en une h.	Perte rapportée à l'unité pour] l'eau pure.
		26 oct. matin.	27 oct. matin.	gr.	gr.	
26-27 oct.	{ Eau pure	9 ^h 34	8 ^h 37	0.2620	0.0414	1.00
	{ Acide malique.	9 ^h 45	8 ^h 24	0.2568	0.0412	0.98
	{ — oxalique.	9 ^h 23	8 ^h 29	0.2748	0.0419	1.04
27-28 oct.	{ Eau pure	27 oct. matin.	28 oct. matin.			
	{ Acide malique.	9 ^h 13	7 ^h 57	0.2913	0.0428	1.00
	{ — oxalique.	9 ^h 4	7 ^h 48	0.2793	0.0423	0.96
28-29 oct.	{ Eau pure	28 oct. matin.	29 oct. matin.			
	{ Acide oxalique.	9 ^h 9	7 ^h 53	0.2944	0.0430	1.02
	{ Eau pure	28 oct. matin.	29 oct. matin.			
	{ Acide oxalique.	11 ^h 40	8 ^h 40	0.2730	0.0427	1.00
	{ Acide oxalique.	11 ^h 5	8 ^h 35	0.2994	0.0439	1.09

Dans la troisième expérience concernant seulement l'eau pure et l'acide oxalique, j'ai interverti les tubes. On peut remarquer, par ces trois dernières expériences dont la durée a varié de vingt et une à vingt-trois heures, que la dissolution d'acide oxalique s'est évaporée plus vite que l'eau ; l'augmentation de la vitesse d'évaporation de l'acide malique a été moindre.

Le 2 novembre 1890, j'ai repris ces recherches en opérant avec des dissolutions de même nature à 4 p. 1000, et

de plus avec une solution de gomme arabique au même titre. L'expérience a été faite à l'éluve à 40°; les éprouvettes identiques, renfermant le même volume de liquide, séparées par des verres identiques avec de l'acide sulfurique au même niveau, ont été pesées au début, puis deux heures après.

Nature du liquide.	Début de l'expérience.	Fin de l'expérience.	Perte totale de poids par évaporation.	Perte en une h.	Perte rapportée à l'unité par l'eau pure.
	matin.	matin.	gr.	gr.	
Eau pure.....	8 ^h 37	10 ^h 37	0.4410	0.2055	1.00
Gomme arabique.	8 ^h 33	10 ^h 33	0.3288	0.1644	0.80
Acide malique...	8 ^h 43	10 ^h 43	0.3718	0.1859	0.905
— oxalique...	8 ^h 49	10 ^h 49	0.3850	0.1925	0.937

Malgré cette faible durée, la dissolution d'acide oxalique, dosée avant et après l'expérience, a perdu 23 p. 100 de son acidité, tandis que celle d'acide malique n'a pas varié.

Le 14 octobre 1891, j'ai réalisé une expérience du même genre avec de l'eau pure et des solutions aqueuses à 4 p. 1000 d'acide malique, de gomme, de glucose et d'albumine. Ces dissolutions ont été faites trois heures avant le début de l'expérience et laissées à l'obscurité, de manière à se mettre en parfait équilibre de température avec l'air extérieur (précaution prise d'ailleurs dans tous les cas précédents). Puis, j'ai fait un mélange de volumes égaux de ces quatre dissolutions, ayant ainsi une solution complexe à 4 p. 1000. En outre j'ai pris une raquette d'*Opuntia tomentosa* de surface 13844 millimètres carrés.

Les liquides ont été placés dans de petites éprouvettes ayant rigoureusement la même section (163 millim. carrés) et la même hauteur.

Les éprouvettes et la raquette préalablement tarées ont

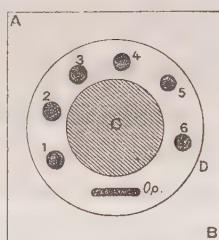


Fig. 6. — A, B, plaque de verre dépoli. — C, cristalliseur plein d'acide sulfurique. 1 à 6, éprouvettes contenant les dissolutions. — Op, raquette d'*Opuntia*. — D, cloche de verre rodée recouvrant le cristalliseur, les éprouvettes et la raquette.

été disposées autour d'un cristalliseur plein d'acide sulfurique et recouvertes d'une cloche de verre à bord rodé et garni de suif. Au bout de quelques heures elles sont pesées à nouveau. Les résultats de l'expérience et les indications relatives au procédé employé sont consignés dans le tableau suivant :

NATURE DU LIQUIDE.	DÉBUT DE L'EXPÉRIENCE.	Les tubes et la raquette sont recouverts de la cloche D, à partir de 9 ^h 32 jusqu'à 4 ^h 37.	HEURE DE LA 1 ^{re} PESÉE.	PERTE DE POIDS.	Les tubes et la raquette sont replacés à mesure autour du cristalliseur et recouverts de la cloche depuis 4 ^h 45 jusqu'à 4 ^h 37.	HEURE DE LA 2 ^e PESÉE.	PERTE DE POIDS.	PERTES RAPPORTÉES à surface égale, à l'unité pour l'eau pure.	
								1 ^{re} pesée.	2 ^e pesée.
Eau pure.....	8 ^h 54	Les tubes et la raquette sont recouverts de la cloche D, à partir de 9 ^h 32 jusqu'à 4 ^h 37.	10 ^h 37	0.0400	Les tubes et la raquette sont replacés à mesure autour du cristalliseur et recouverts de la cloche depuis 4 ^h 45 jusqu'à 4 ^h 37.	4 ^h 37	0.1300	1.000	1.000
Gomme arabique..	8 ^h 59		10 ^h 42	0.0353		4 ^h 42	0.1096	0.882	0.843
Glucose.....	9 ^h 4		10 ^h 47	0.0323		4 ^h 47	0.1005	0.807	0.773
Acide malique....	9 ^h 8		10 ^h 51	0.0356		4 ^h 51	0.1088	0.890	0.837
Albumine.....	9 ^h 18		11 ^h 1	0.0368		2 1	0.1113	0.920	0.856
Mélange.....	9 ^h 23		11 ^h 6	0.0322		2 ^h 6	0.1008	0.805	0.775
Opuntia tomentosa.	9 ^h 32		11 ^h 15	0.0512		2 ^h 5	0.1161	0.015	0.010

Toutes les dissolutions ont encore moins perdu par évaporation que l'eau pure. La petite quantité d'eau transpirée, à égalité de surface, par l'*Opuntia tomentosa* confirme et accentue la remarque d'Unger (1) et de Pfaff (2), rapportée par Sachs, Müller et Marié-Davy, à savoir que « la quantité d'eau transpirée par une surface donnée de feuille est moindre que l'évaporation subie par une masse d'eau d'égale étendue ».

La gomme, l'acide malique et l'albumine s'évaporent assez peu rapidement, le glucose et le mélange des dissolutions moins encore.

Comme la gomme, l'acide malique se trouvent avec les matières albuminoïdes chez toutes les Cactées, accompagnées

(1) Unger, *Anatomie and Physiologie*, p. 333.

(2) Pfaff, *Sitzungsberichte d. k. Akad. d. Wiss. zur München*, t. I, p. 27 et 45, 1870.

de glucose, on prévoit que la transpiration de ces plantes doit être moins rapide que celle des plantes grasses pourvues seulement d'acide malique et de glucose, et, a fortiori, moindre que la transpiration des plantes ordinaires.

Une raquette d'*Opuntia monacantha* a été détachée de la plante le 22 mai 1891 et suspendue par un fil au plafond de la serre de la Sorbonne, de manière à n'avoir aucune adhérence avec le sol ou toute substance capable de lui fournir de l'eau. Son poids frais était de 20^{gr},586.

Le 7 juin, la raquette ne pesait plus que 17^{gr},490 (soit une perte de 15 p. 100 au bout de 16 jours).

Le 27 juillet, son poids était réduit à 12^{gr},796 (perte de 38 p. 100 au bout de 66 jours) et aucune des parties de la plante n'était morte. Celle-ci était un peu ridée à sa surface ; elle avait été soumise pendant ce temps à une température variable de 15 à 42 degrés.

Une expérience du même genre, faite dans des conditions un peu plus défavorables, il est vrai, au point de vue de l'état hygrométrique (2°), mais plus favorables en ce qui concerne la température variable seulement de 4 à 15°, a été réalisée du 7 janvier au 23 février 1890 avec une rosette de *Sempervivum tectorum*. Celle-ci, débarrassée de toute particule terreuse à l'aide d'un pinceau, a été mise sous une cloche, dans une capsule de porcelaine, à côté d'un verre renfermant de l'acide sulfurique.

La rosette, dont le poids frais était 4^{gr},859, le 7 janvier, a perdu 56 p. 100 de son poids au bout de seize jours ; au bout de quarante-sept jours, la perte était de 71 p. 100 ; toutes les feuilles de la périphérie étaient mortes et celles du centre très fanées déjà.

Ainsi une Crassulacée, renfermant des acides organiques et du glucose, résiste moins à l'évaporation qu'une Cactée qui contient en outre des gommes.

Les observations qui précèdent nous montrent que :

L'évaporation de l'eau est ralentie par la présence d'acides

organiques, de glucose, de gommes, d'albumine, en dissolution dans ce liquide.

Ce phénomène, purement physique, se produit sans aucun doute dans les plantes elles-mêmes, avec cette différence que l'oxydation, la déshydratation, les transformations plus ou moins rapides des substances en dissolution, sont réglées chez la cellule par ses conditions d'existence (présence d'une membrane végétale, échanges osmotiques, diffusion des gaz, etc.)

2° *Influence des acides organiques sur la transpiration et, par suite, sur la turgescence des plantes grasses.* — Les physiologistes ont, depuis le commencement du siècle, porté presque uniquement leur attention, en ce qui concerne la *transpiration*, sur les radiations soit calorifiques, soit lumineuses, capables d'agir efficacement sur ce phénomène.

Dès 1836, Daubeny (1) admet que la transpiration est due à l'action simultanée des deux sortes de radiations. Après lui, M. Sachs (2) dit que la lumière est l'un des agents les plus efficaces sur la transpiration, mais sans que l'on sache si elle agit seule ou par union intime avec une élévation de température. M. Déhérain (3) attribue aux radiations lumineuses seules la cause déterminante de la transpiration.

Les nombreuses expériences de M. Boussingault tendent à montrer que ce phénomène est lié plus directement à la température, et, par suite, à l'état hygrométrique de l'air, qu'à la lumière.

M. Wiesner (4), en 1876, conclut d'un intéressant travail qu'une partie de la lumière, transformée en chaleur par la chlorophylle, produit un échauffement des tissus et une élé-

(1) Daubeny, *Transactions philosophiques*.

(2) Sachs, *Physiologie végétale*, 1868.

(3) Déhérain, *Sur l'évaporation de l'eau par les feuilles* (*Ann. des sc. nat.*, 8^e série, t. XII, 1869).

(4) Wiesner, *Recherches sur l'influence de la lumière et de la chaleur rayonnante sur la transpiration des plantes* (*Ann. des sc. nat.*, 6^e série, t. IV, 1877).

vation de la tension de la vapeur d'eau dans les méats intercellulaires, capables d'activer la transpiration.

Une conclusion identique est formulée par M. Leclerc (1) qui montre en outre, contrairement aux assertions de M. Déhéraïn, que la transpiration est nulle dans un air saturé de vapeur d'eau.

Le phénomène de la transpiration est dédoublé par M. Van Tieghem (2), qui désigne plus particulièrement sous le nom de *chlorovaporisation* la perte d'eau sous l'influence des radiations absorbées par la chlorophylle, la *transpiration proprement dite* étant le seul phénomène de ce genre qui s'accomplisse chez les plantes sans chlorophylle. La chlorovaporisation est bien supérieure à la transpiration proprement dite. Or les radiations lumineuses absorbées par la chlorophylle sont-elles transformées en radiations calorifiques ? Le fait n'est pas prouvé.

Dans tous ces travaux cités à dessein et d'autres non moins intéressants mais qui n'ont aucun rapport direct avec mon sujet, il n'est pas fait mention de l'influence possible, sur la transpiration, des principes contenus dans les plantes.

Nous avons vu, dans le chapitre I^{er} de ce travail, que les *acides organiques* sont décomposés à la lumière et qu'ils disparaissent peu à peu sous l'influence d'une obscurité prolongée.

Le fait de la présence ou de la disparition des acides organiques entraîne-t-il une activité moindre ou plus grande de la transpiration des végétaux charnus ? Il y a lieu de le penser, étant donné le retard que ces principes apportent à l'évaporation des solutions salines.

D'autre part, la chlorophylle contenue dans les plantes grasses n'est répartie que dans le parenchyme superficiel,

(1) Leclerc, *La transpiration dans les végétaux* (Ann. des sc. natur., p. 230, 1883).

(2) Van Tieghem, *Transpiration et chlorovaporisation* (Bulletin de la Soc. botan. de France, p. 88, 1886).

surtout chez les plantes de grande épaisseur. La chlorovaporisation prendra donc, chez ces végétaux, vis-à-vis de la transpiration proprement dite, une valeur relative bien moins grande que chez les plantes ordinaires.

Ces observations nous laissent entrevoir deux déductions possibles :

1° La présence des acides organiques chez les plantes grasses diminue la transpiration et augmente la turgescence de ces végétaux dont la surface est d'ailleurs faible, comparativement à leur volume.

2° La faible quantité de chlorophylle chez les plantes grasses y détermine une chlorovaporisation moins active que chez les végétaux ordinaires. Par ce seul fait, la transpiration des plantes grasses est moindre que celle des végétaux non charnus.

De pareilles conclusions, si évidentes qu'elles paraissent, n'acquièrent force de loi que si l'expérience les confirme. C'est pour cette raison que j'ai entrepris les recherches qui suivent.

J'ai fait remarquer ailleurs combien il est difficile d'apprécier avec quelque exactitude la quantité de gommes que renferment les Cactées. Or, une étude comme celle que j'entreprends, sur *les causes de la turgescence des plantes grasses*, ne peut rationnellement être réalisée que chez des végétaux où le principe supposé le plus essentiel à la turgescence est facile à doser, et sa répartition dans une même plante commode à établir. Mon choix s'est porté dès lors sur la famille des Crassulacées.

Le dosage et la répartition des acides organiques ont été envisagés précédemment chez certaines espèces de cette famille. J'exposerai ici la méthode suivie pour évaluer la transpiration des mêmes espèces, opérant dans les mêmes conditions, c'est-à-dire sur des parties de plante identiques. Des deux séries de nombres, les uns relatifs à la proportion d'acide malique trouvée dans une série d'organes

pris chez une plante donnée, les autres se rapportant à la quantité d'eau transpirée par des organes identiques de la même plante, il me sera facile de tirer, s'il y a lieu, une conclusion tendant à établir une relation entre la distribution des acides organiques chez les plantes grasses et la transpiration de ces végétaux.

Les feuilles étant les organes d'une plante les plus faciles à détacher sans perte de liquide et à étudier aux deux points de vue qui m'occupent, c'est avec les feuilles de diverses Crassulacées que j'ai opéré.

Pour évaluer la transpiration des feuilles, j'ai employé la méthode de la perte de poids, les feuilles étant placées dans une atmosphère d'état hygrométrique constant, sous une cloche de forme spéciale.

C'est une cloche rodée C pourvue d'une tubulure supérieure et de deux tubulures latérales disposées symétriquement par rapport à un plan médian vertical de la cloche.

Les orifices de ces tubulures latérales sont garnis de gânes cylindriques parallèles dans lesquelles s'engagent les bouchons BB. Ces bouchons supportent à l'intérieur deux étuis TT en toile métallique de cuivre. Les cylindres en toile métallique sont équidistants d'un cristallisoir D renfermant de l'acide sulfurique, reposant sur un plateau de verre dé-

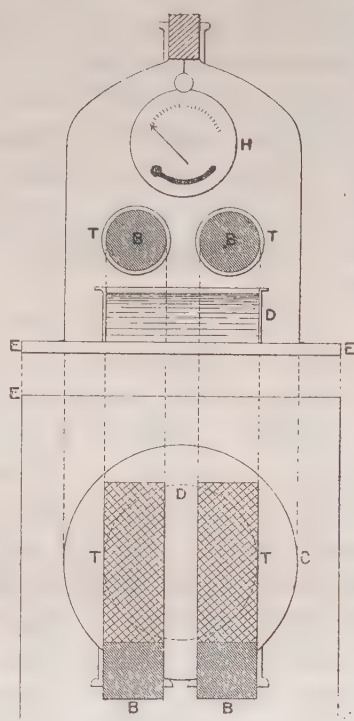


Fig. 7. — Appareil pour l'étude de la transpiration. — C, cloche rodée reposant sur une plaque de verre dépoli E, E. — D, cristallisoir plein d'acide sulfurique. — H, hygromètre de Monnier. — T, T, gros cylindres de toile métallique de cuivre, maintenus dans les tubulures de la cloche par deux bouchons de caoutchouc B, B.

poli EE, ainsi que la cloche C dont le bord est suiffé.

Des plantes ou parties de plante de faibles dimensions, placées dans les cylindres TT, sont ainsi soumises à des conditions absolument identiques, de température, d'humidité, de radiation, etc. Un hygromètre à cadran H pourvu d'un thermomètre, suspendu dans la cloche, donne à chaque instant les variations d'état hygrométrique et de température de l'air intérieur, s'il s'en produit. Pour éviter ces variations, j'ai renfermé la cloche dans une grande étuve de Wiesnegg non chauffée et protégée elle-même, au moyen d'écrans, contre la chaleur rayonnante pouvant provenir de tout objet voisin.

(Les becs de gaz, lampes et fourneaux, n'ont pas brûlé pendant la durée des expériences au voisinage de l'étuve.)

Aussi longtemps qu'a duré la période de préparation d'une expérience, c'est-à-dire pendant le temps consacré aux pesées, les feuilles ont été successivement introduites dans les tubes métalliques qu'on enlevait facilement en tirant les bouchons, et cela d'une manière alternative afin de compenser les causes d'erreur provenant de l'agitation de l'air. Il en a été de même à la fin pour retirer les feuilles.

Les pertes de poids des feuilles sont représentées plus loin par la quantité d'eau que perdrait, en une heure, 1 gramme de poids frais de l'organe étudié.

J'ai opéré sur le *Sedum dendroideum*, le *Crassula arborescens* et le *Sempervivum tectorum*.

Je me contenterai de rapporter ici les résultats obtenus avec le *Sedum dendroideum*, la question ayant été traitée avec un développement suffisant dans la *Revue générale de botanique* (1).

Sedum dendroideum. — J'ai choisi, sur un même pied de *Sedum*, deux branches de développement entièrement comparable : l'une portait onze feuilles et l'autre dix. J'ai dosé l'acide malique dans les différentes feuilles du premier ra-

(1) E. Aubert, *Sur la répartition des acides organiques chez les plantes grasses* (*Revue gén. de botanique*, t. II, p. 369 à 384).

meau et mesuré la quantité d'eau transpirée par chacune des feuilles du second.

Mes résultats sont les suivants pour cette expérience :

SEDUM DENDROIDEUM.

Acide malique.			Transpiration.		
N ^o d'ordre des feuilles.	Poids frais des feuilles. gr.	Quantité en milligr. d'acide malique pour 1 gr. de poids frais.	N ^o d'ordre des feuilles.	Poids frais des feuilles. gr.	Quantité en milligr. d'eau transpirée par 1 gr. de poids frais.
Bourgeon terminal et feuille 1	0.1205	1.2	Bourgeon terminal et feuille 1	0.0759	14.9
2	0.2225	2.3	2	0.1519	22.9
3	0.3530	2.9	3	0.2970	32.5
4	0.5580	3.5	4	0.5675	35.5
5	0.7015	3.7	5	0.7334	25.3
6	0.8860	4.5	6	0.7572	18.4
7	1.0060	5.1	7	1.1515	19.1
8	1.1065	5.6	8	1.0774	13.5
9	1.2690	5.6	9	1.0663	7.8
10	1.3300	5.1	10	1.1075	13.4
11	1.2920	4.15			

L'examen des quantités d'acide malique trouvées à poids frais égal dans les feuilles successives (de 1 à 11) prises sur le premier rameau, et des proportions d'eau transpirée par un même poids frais des feuilles (de 1 à 10) de la seconde branche, suffit à montrer qu'il existe *une relation entre la répartition de l'acide malique dans les feuilles et la transpiration de feuilles identiques*. Cette relation est plus clairement indiquée par l'examen comparatif des courbes construites à l'aide des nombres du tableau qui précède.

Sur l'axe des abscisses OX on prend 11 points équidistants désignés par les numéros d'ordre des feuilles sur la tige ; par ces points, on mène des ordonnées :

Les unes proportionnelles aux quantités d'acide malique inscrites dans la troisième colonne du tableau précédent (1 centimètre correspond à 1 milligramme d'acide malique) ;

Les autres proportionnelles aux quantités d'eau transpi-

rées, inscrites dans la sixième colonne (1 millimètre correspond à 1 milligramme d'eau transpirée). Sur chaque ordonnée sont ainsi déterminés deux points : l'un appartenant à la courbe de l'acide malique, l'autre à la courbe de l'eau transpirée.

L'étude de chacune de ces courbes et leur comparaison nous montrent que :

1° *La richesse des feuilles en acide malique croît à partir du bourgeon terminal jusqu'en un certain point de la tige dont les feuilles ont atteint leur développement maximum ; elle décroît chez les feuilles inférieures qui commencent à s'altérer, sans que la proportion de l'acide organique y devienne cependant négligeable.*

(Cette conclusion a été précédemment énoncée. Il était besoin de la rappeler ici.)

2° *La quantité d'eau transpirée augmente depuis le bourgeon ter-*

minal jusqu'à une feuille encore voisine du sommet, puis diminue chez les feuilles qui achèvent leur croissance, à l'exception des inférieures dont la transpiration augmente légèrement.

3° *La courbe de l'eau transpirée présente un minimum correspondant au maximum de la courbe d'acide malique.*

Remarque. — Les inflexions en 4 et en 9 de la courbe de

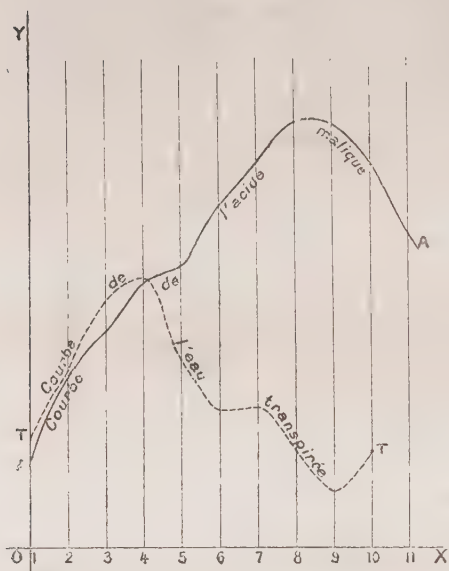


Fig. 3. — *Sedum dendroideum*. — , 2, ... 11, feuilles successives à partir du sommet de la tige. — A, A, courbe de l'acide malique ; 1 centimètre pris sur les ordonnées équivaut à 1 milligramme d'acide malique dans les feuilles correspondantes — T, T, courbe de l'eau transpirée ; 1 millimètre pris sur les ordonnées équivaut à 1 milligramme d'eau transpirée.

l'eau transpirée se rencontrent presque toujours quand on étudie avec soin la quantité d'eau perdue par les feuilles détachées depuis le bourgeon terminal jusqu'à la base de la tige. J'ai obtenu cette forme de la courbe de l'eau transpirée dans diverses expériences, non seulement avec le *Sedum dendroideum*, mais avec le *Crassula arborescens* et le *Sempervivum tectorum*. Avec cette dernière espèce en particulier, j'ai recueilli les nombres suivants dans l'expérience du 10 février 1890 :

SEMPERVIVUM TECTORUM.

N ^o d'ordre des feuilles.	Poids frais. gr.	Perte de poids en deux heures. gr.	Perte rapportée à 1 gr. de poids frais en une heure. gr.
Feuille très voisine du bourg. terminal 1	0.0067	0.0014	0.1045
2	0.0125	0.00295	0.1180
4	0.0165	0.0022	0.0667
6	0.0239	0.0030	0.0628
8	0.0350	0.00345	0.0493
10	0.0448	0.00545	0.0608
12	0.0614	0.0075	0.0611
14	0.0708	0.0094	0.0664
16	0.0780	0.0118	0.0756
18	0.0772	0.0027	0.0175

(un peu fanée).

A l'aide des nombres de la quatrième colonne, j'ai construit la courbe (fig. 9) analogue à la courbe de l'eau transpirée (fig. 8), sauf pour la feuille 18 qui, fanée, n'était plus dans les conditions normales d'existence.

Les conclusions qui précèdent sont applicables aux trois espèces végétales que j'ai choisies dans la famille des Crassulacées. Nul doute qu'elles ne soient très générales et applicables à toutes les plantes grasses possédant l'acide malique comme acide organique prédominant sur tous les autres acides solubles dans l'eau.

Ainsi la transpiration d'une feuille est d'autant plus faible que cette feuille contient plus d'acide malique.

Ce fait est en parfait accord avec les constatations de

M. de Vries (1), qui a trouvé que la proportion d'eau augmente dans les cellules avec la quantité d'acides organiques qu'elles renferment; avec les expériences de M. Bürgers-

tein (2) et celles de M. Henri Jumelle (3), desquelles il résulte que la transpiration est retardée et l'absorption augmentée par la présence des sels dans les plantes.

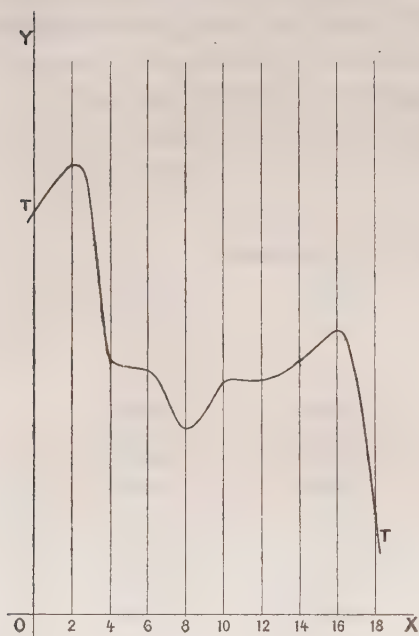


Fig. 9. — *Sempervivum tectorum*. — 1, 2, ...18, feuilles successives prises sur la tige de deux en deux à partir du centre de la rosette. — T, T, courbe de l'eau transpirée; 1 millimètre pris sur les ordonnées équivalent à 2 milligrammes d'eau perdue par les feuilles correspondantes.

Les acides organiques, s'opposant à la transpiration des organes qui les renferment, favorisent la turgescence de ces organes. D'autre part la surface des feuilles est, à égalité de volume, moindre chez les Crassulacées que chez les plantes ordinaires. Si l'on considère le nombre de stomates que présentent ces végétaux, d'après Th. de Saussure, et le rapprochement ex-

trême des feuilles qui concourt encore à diminuer leur surface de contact avec l'air, on conviendra que les Crassulacées sont dans des conditions très favorables à l'acquisition et au maintien de leur turgescence.

Dans la plupart des cas ces raisons peuvent être invoquées pour expliquer l'état de turgescence des Mésembrianthémées.

(1) Hugo de Vries, *loc. cit.*

(2) Bürgerstein, *Ueber der Einfluss äusserer Bedingungen auf die Transpiration*, 1876.

(3) Henri Jumelle, *loc. cit.*

Les Cactées doivent l'épaisseur considérable de leurs tissus à une réduction aussi complète que possible de leur surface, à la présence du glucose et des gommés qui y sont répandues en grande quantité tout au moins chez les plus charnues, et à l'épaisseur de leur cuticule et de la couche hypodermique d'oxalate de chaux signalée chez les *Opuntia* par M. Arloing (1).

L'influence de la cuticule sur la turgescence des Cactées et sur la diminution de leur transpiration est incontestable, ainsi que le prouve l'expérience suivante :

Le 16 octobre 1891, j'ai détaché une raquette fraîche d'*Opuntia maxima* que j'ai partagée en deux parties à peu près égales dans le sens de la longueur. L'une des portions a été laissée telle, et sur l'autre moitié j'ai enlevé avec précaution la couche tégumentaire formée par l'épiderme et la plaque hypodermique cristalline sous-jacente d'oxalate de chaux. Le liquide imprégnant la surface ainsi blessée a été enlevé soigneusement à l'aide de papier joseph, de manière à sécher le plus possible la blessure. Ayant déterminé le poids frais de chacune des demi-raquettes, je les ai appliquées l'une contre l'autre, par leur section longitudinale commune, et les ai placées sur une toile métallique, au-dessus d'un cristalliseur contenant de l'acide sulfurique. Le tout fut recouvert d'une cloche. Après avoir laissé pendant une nuit la plante ainsi préparée, j'ai mesuré le lendemain la perte de poids subie par chacune des demi-raquettes et j'ai trouvé :

	Poids frais.	Surface en centim. carrés.	Perte de poids au bout de 15 ^h 20 ^m .	Perte par cm. q. en 1 h.	Perte par cm. q. et par gr. de poids frais en 1 h.
	gr.		gr.	gr.	gr.
$R = \frac{1}{2}$ Raquette intacte . . .	16,606	26,02	0,780	0,00495	0,00012
$R' = \frac{1}{2}$ Raq. sans cuticule . . .	14,386	2,316	3,423	0,00964	0,00067

(1) S. Arloing, *Structure histologique des Cactées* (Annales des sciences naturelles, 1876).

Le rapport des pertes par centimètre carré de surface, en une heure, égale :

$$\frac{R'}{R} = \frac{964}{195} = 4,94$$

et le rapport des pertes par centimètre carré de surface et par gramme de poids frais en une heure égale :

$$\frac{R'}{R} = \frac{67}{12} = 5,6.$$

Ainsi la transpiration a été, pour la raquette pourvue de sa cuticule, cinq à six fois moindre que pour l'autre raquette dont la cuticule a été enlevée.

Cette expérience, si peu minutieuse qu'elle soit, n'en est pas moins très probante.

Chez les jeunes raquettes de Cactées, dont la cuticule est encore mince, on trouve, implantées sur la surface, beaucoup de petites feuilles, fanées au bout de quelques jours et qui sont le siège d'une transpiration assez active. Cette transpiration importante favorise la croissance de ces jeunes organes, car l'appel de sève y détermine le développement du tissu conducteur; avec cet appareil conducteur, augmentation de la turgescence et accroissement des raquettes jeunes en particulier. C'est ainsi qu'en détachant un jour d'une tige âgée une jeune raquette d'*Opuntia intermedia*, je vis sortir par la section 3 à 4 centimètres cubes d'un liquide riche en gomme et en sucre. La turgescence de la plante au point considéré était donc très grande. Il est surprenant, en effet, de voir la rapidité avec laquelle croissent les jeunes raquettes de Cactées sur les troncs plus âgés implantés dans un sol assez humide, vivant dans une atmosphère saturée presque de vapeur d'eau, à une température de 20 à 30°.

C'est dans ces conditions que j'ai obtenu, dans la serre de la Sorbonne, pendant le printemps et l'été de 1891, toutes les raquettes de petite et de moyenne dimension, utilisées

ensuite dans mes recherches sur la transpiration, la respiration et l'assimilation.

Si je signale ce fait en passant, c'est pour bien montrer que les sujets soumis à mes expériences ont toujours été pris frais et dans des conditions identiques de végétation préalable.

Deux causes assuraient ce développement : une absorption active par les racines dans le sol ; une transpiration atténuée dans un air toujours assez voisin de la saturation. (Un hygromètre à cadran y marquait des nombres voisins de 80°.)

En résumé :

Les acides organiques, le glucose et les gommés sont les principes essentiels qui déterminent et entretiennent la turgescence des plantes grasses (Crassulacées, Mésembrianthémées et Cactées.)

§ 3. — Transpiration comparée des plantes grasses et des végétaux ordinaires.

L'étude de la transpiration comparée de deux organes pris sur une même plante ne présente aucune difficulté ; il n'en est pas ainsi quand il s'agit de comparer des plantes diverses, car parmi elles s'en trouvent de vivaces et d'autres annuelles. Les organes choisis n'ont pas, la plupart du temps, le même âge ; ils se sont formés dans des conditions très différentes d'humidité et d'éclairement ; en ce qui concerne les plantes grasses, la latitude et l'altitude moyennes où elles se développent sont encore à considérer.

Toutes ces raisons nous montrent que l'étude de la transpiration comparée est un sujet délicat et fort complexe qui nécessiterait, pour l'obtention de données exactes, de multiples observations faites sur chaque espèce et même sur chaque plante, dans le milieu même où la plante a vécu et sous les influences les plus variées.

Une telle étude nécessite de nombreuses années que je n'ai pu songer à y consacrer. Aussi, loin de prétendre fournir ici des résultats d'une absolue rigueur, je me suis con-

tenté de déterminer des nombres approchés dont la comparaison me permettra de tirer des conclusions très générales sur les rapports qui existent entre la transpiration des plantes grasses et celle des végétaux ordinaires.

Pour évaluer la transpiration des plantes, j'ai employé la méthode de la perte de poids. (Cette méthode, irréprochable pour les Cactées qui transpirent peu, laisserait à désirer pour les Crassulacées et plus encore pour les végétaux ordinaires si l'on n'avait soin de restreindre la durée de l'expérience. Il faut, en effet, que la portion de plante détachée n'ait pas le temps de subir de modification sensible.) Comme les conséquences à déduire de l'expérience sont d'autant plus générales qu'elles embrassent plus d'espèces, j'ai opéré chaque fois sur le plus de plantes que j'ai pu. Les résultats ne pouvant soutenir la comparaison que si les végétaux sont placés dans les mêmes conditions d'état hygrométrique, de température, de lumière et d'agitation de l'air, je crois avoir répondu, dans la limite du possible, à toutes ces exigences, en disposant les organes étudiés sur une toile métallique tendue entre deux tables dans une salle de la Sorbonne, à une lumière diffuse faible et à peu près constante. L'air de la salle ne fut pas agité et la température demeura absolument constante pendant les jours où je fis ces expériences.

Les résultats une fois obtenus, j'ai rapporté les quantités d'eau transpirée à 1 gramme de poids frais de chaque espèce végétale, à cause de la lenteur avec laquelle se dessèchent les Cactées. — J'ai rapporté aussi ces quantités d'eau perdue à 1 centimètre carré de surface de l'organe étudié.

Pour évaluer la surface des plantes, je posai chacune de leurs parties sur un papier quadrillé et j'en dessinai les contours en tenant compte, autant que possible, des nodosités et de l'épaisseur des feuilles, tiges ou raquettes. Je mesurai la surface de l'un des carrés du papier en prenant la 400^e partie de la surface de 400 carrés (j'avais ainsi la surface d'un carré avec une erreur tout à fait insignifiante). Il suffit de multiplier cette surface par le double du nombre de carrés

que recouvrit, dans chaque cas, la portion de plante soumise à l'expérience.

Enfin, j'ai calculé souvent la quantité d'eau transpirée par gramme de poids frais et par centimètre carré de surface,

Ce sont là, comme on le voit, divers moyens de comparaison pour apprécier la transpiration de diverses espèces végétales. L'expérience la plus générale que j'aie faite, celle dans laquelle le plus grand nombre d'espèces ont été observées, est celle du 15 juillet 1891.

Vingt et une parties de plantes (tiges feuillées, raquettes d'*Opuntia*,...) appartenant aux familles les plus diverses pour les végétaux ordinaires, aux Crassulacées, Mésembrianthémées, Cactées, Euphorbiacées et Composées parmi les plantes grasses, ont été disposées sur la toile métallique, dans les conditions énoncées précédemment. Le poids frais de tous ces organes a été évalué au début de l'expérience; au bout d'une heure et demie j'ai mesuré la quantité d'eau perdue par chacun d'eux. Les pesées ont été faites à un dixième de milligramme. Une fois l'expérience terminée, la surface de chacune des plantes a été évaluée comme il est dit plus haut.

Cette évaluation de la surface présentait une grande difficulté et exigeait beaucoup d'attention pour le *Sedum carneum*, le *Mesembrianthemum deltoides*; elle m'a paru impossible pour les rameaux de *Picea excelsa*.

Les résultats de cette expérience, contenus dans le tableau suivant, ont été rapportés à la perte de poids subie par le *Crassula arborescens* au bout d'une heure et demie.

(J'ai choisi le *Crassula arborescens* comme terme de comparaison, parce que ses feuilles très charnues transpirent à peu près régulièrement pendant une heure et demie. J'aurais pu prendre une Cactée, mais les espèces de cette famille perdent trop lentement de l'eau par transpiration).

Tableau I. — Transpiration comparée.

 $t = 16^{\circ},5$.

NOMS DES PLANTES.	POIDS FRAIS.	SURFACE en centim. carrés.	PERTE de POIDS au bout de 1 h. 1/2.	PERTES RAPPORTÉES à CRASSULA ARBORESCENS :		
				par centim. carré de surface.	par gramme de poids frais.	par centim. carré et par gr. de poids frais.
	gr.		gr.	(α)	(β)	(γ)
<i>Ricinus communis</i>	5.7518	643.62	0.2447	0.61	9.07	1.27
<i>Mirabilis Jalapa</i>	2.7760	117.30	0.1095	1.50	8.41	6.46
<i>Phaseolus multiflorus</i>	2.6234	315.70	0.1649	0.84	13.40	3.83
<i>Nerium Oleander</i>	1.1895	63.24	0.0277	0.71	4.97	7.08
<i>Hedera Helix</i>	2.6224	184.11	0.0336	0.30	2.73	1.34
<i>Picea excelsa</i>	3.4448	»	0.0393	»	2.50	»
<i>Sedum carneum</i>	2.1500	89.25	0.0512	0.93	5.08	5.13
— <i>dendroideum</i>	6.1748	66.30	0.2046	4.98	7.06	9.61
— <i>Telephium</i>	11.4010	464.10	0.3130	1.09	5.85	1.13
<i>Crassula arborescens</i>	11.9293	90.27	0.0560	1		
<i>Mesembryant. cristallinum</i> ...	5.8920	114.75	0.2970	4.18	10.75	8.45
— <i>deltoides</i>	1.5952	38.10	0.0584	2.47	7.81	18.5
<i>Pereskia aculeata</i>	1.8042	56.10	0.0198	0.57	2.34	3.76
<i>Phyllocactus grandiflorus</i> ...	11.6719	94.60	0.0147	0.25	0.27	0.26
<i>Opuntia maxima</i>	51.4697	151.47	0.0557	0.59	0.23	0.137
— <i>robusta</i>	65.6906	157.08	0.0390	0.40	0.126	0.073
— <i>dejecta</i>	33.0810	92.82	0.0142	0.25	0.09	0.09
<i>Mamillaria Newmanniana</i> ...	4.1523	78.34	0.0324	0.66	0.166	1.91
<i>Euphorbia mamillaris</i>	4.2280	16.57	0.0054	0.53	0.27	1.49
— <i>rhipsaloides</i>	2.3650	19.38	0.0053	0.44	0.48	2.23
<i>Kleinia articulata</i>	6.3997	16.06	0.0208	2.10	0.69	3.88

Dans le tableau I, les trois dernières colonnes (α), (β) et (γ) renferment des séries de nombres qui représentent, pour les vingt et une espèces végétales étudiées, leur transpiration comparée à celle du *Crassula arborescens* :

(α) à égalité de surface (1 centimètre carré).

(β) à égalité de poids frais (1 gramme).

(γ) à égalité de surface et de poids frais (1 centimètre carré et 1 gramme),

De l'examen de ces nombres se dégagent les conclusions qui suivent :

1° A surface égale, les *Crassulacées* et les *Mesembrianthées*, dont l'épiderme est très mince, transpirent plus que

les Cactées, et plus, en général, que les végétaux non charnus pourvus d'une cuticule épaisse;

2° A poids frais égal, parmi les plantes à épiderme peu cutinisé, celles qui transpirent le moins sont les plantes grasses, et d'autant moins que leur carnosité est plus prononcée. Il en est de même pour les végétaux pourvus d'une forte cuticule. Les Cactées les plus épaisses ont une très faible transpiration.

Ainsi tandis que le *Pereskia aculeata*, Cactée aux feuilles les plus minces, transpire à peu près autant que le Lierre, les Cactées à fortes raquettes perdent de dix à vingt fois moins d'eau dans le même temps. Cette conclusion a été formulée déjà par M. Duchartre, mais d'une manière moins explicite.

3° A égalité de surface et de poids frais, les Cactées sont, de toutes les plantes, celles qui transpirent le moins; les Crassulacées à feuilles épaisses et les plantes ordinaires à forte cuticule transpirent davantage; puis se rangent indistinctement les plantes faiblement charnues et les végétaux ordinaires, tous pourvus d'une cuticule mince, dont la transpiration est de quinze ou vingt fois supérieure à celle des Cactées.

Ces conclusions prêtent à réflexion surtout en ce qui concerne les Crassulacées et les Mésembrianthémées d'une part et les végétaux ordinaires à faible cuticule d'autre part.

La comparaison des nombres se rapportant à ces diverses espèces, contenus dans les colonnes (β) et (α) du tableau précédent, appelle plus particulièrement l'attention.

(β) La moyenne des nombres : 9,07, 8,44 et 13,40, relatifs aux trois plantes ordinaires à cuticule mince, est 10,29; celle des nombres : 5,08, 7,06, 5,85, 1, 10,75 et 7,81, se rapportant aux Crassulacées et aux Mésembrianthémées, est de 6,26 < 10,29; et il est à noter que les parties de plantes grasses soumises à l'expérience, étaient plus jeunes que celles des plantes ordinaires, sauf pour *Mirabilis Jalapa*.

Ainsi les végétaux charnus transpirent moins, à poids frais égal, que ceux dont le parenchyme est peu développé, la cuticule épidermique étant mince chez toutes les espèces considérées.

(α) De la comparaison des nombres (α) concernant les mêmes plantes et se rapportant à leur transpiration à surface égale, se dégage un autre enseignement. Groupant les résultats comme plus haut, on obtient :

Moyenne pour les 3 plantes ordinaires.....	0,98
— 6 plantes grasses.....	2,44

Ainsi à égalité de surface, la cuticule épidermique étant mince chez toutes les plantes considérées, les végétaux charnus transpirent plus, en moyenne, que les plantes ordinaires.

Ce résultat peut paraître surprenant. Il n'est pas absolument exact, il est vrai, pour les plantes ordinaires dont la moyenne devrait être ici plus élevée. Cela tient à l'imperfection du procédé employé : quand on détache, en effet, un rameau d'une plante grasse, il conserve pendant plusieurs heures sa turgescence, puisque la proportion d'eau qu'il renferme est plus élevée que celle des plantes ordinaires. Ce rameau demeure donc, pendant plusieurs heures, dans état à peu près normal. Il n'en est pas de même d'une plante ordinaire qui se fane rapidement, étant données sa plus faible proportion d'eau et sa plus grande surface d'évaporation.

Aussi une expérience, destinée à permettre la comparaison de la transpiration des plantes grasses et des végétaux ordinaires, doit avoir une aussi courte durée que possible. Par contre, la limite de l'erreur commise dans les pesées devient plus grande.

El cependant la méthode de la perte de poids que j'ai persisté à employer, malgré cette grave objection, est la seule qui puisse permettre une expérience aussi générale que celle dont je viens de parler. Elle est d'ailleurs à peu près irréprochable pour les plantes grasses qui m'ont plus spécialement occupé.

L'expérience que je viens de rapporter s'adresse à des familles variées ; j'en ai fait d'autres, moins générales, sur

diverses espèces de plantes grasses seulement. Les tableaux qui suivent contiennent deux séries de résultats que j'ai obtenus en prolongeant l'expérience pendant plusieurs heures, sans trop d'inconvénient, puisque ce sont seulement des espèces charnues que j'ai observées. Ces résultats se rapportent à la comparaison des quantités d'eau transpirées à égalité de poids frais. Ils nous conduisent à des conclusions identiques à celles qui précèdent.

Tableaux II et III. — Transpiration comparée des plantes grasses.
Exp. du 17 octobre 1890. — Durée 8 h. — $t = 16^{\circ}$. — Et. hydr. 0,20.

NOMS DES PLANTES.	POIDS FRAIS.	PERTE par transpiration.	PERTE pour 1 gr. de poids frais en 1 heure. $\frac{1}{10}$ de milligr.	PERTES rapportées à Crassula arbor.
	gr.	gr.		
Crassula arborescens....	29.126	0.6760	27.3	1.00
— tetragona.....	12.260	0.2720	26.0	0.95
Sedum carneum.....	8.700	0.5952	80.0	2.93
— oxypetalum.....	4.411	0.2690	72.0	2.64
Echeveria glauca.....	27.517	0.9555	41.0	1.50
Mesembri. cordatum....	8.599	0.7045	96.0	3.52
Mamillaria Scochiana....	68.032	0.3102	5.3	0.194
Cereus nictyalus.....	17.537	0.1700	11.4	0.418
— macrogonus.....	130.543	0.4550	4.1	0.15
Opuntia cylindrica.....	73.825	0.2605	4.1	0.15
— maxima.....	88.534	0.1770	2.4	0.088
Exp. du 30 oct. 1890. — Durée 7 h. 1/2. — T. = 13°. — Et. hydr. 25.				
Crassula arborescens....	11.5205	0.0408	15.0	1.00
— tetragona.....	4.5956	0.0435	40.0	2.67
Sedum carneum.....	1.8037	0.0218	54.0	3.60
— oxypetalum.....	2.2000	0.0209	42.0	2.80
— album.....	1.4818	0.0317	112.0	7.47
Sempervivum Bollii.....	4.1126	0.0308	33.0	2.20
Euphorbia grandidentata.	1.3825	0.0035	9.6	0.64
Cereus nictyalus.....	20.6526	0.0134	2.9	0.195
— macrogonus.....	117.5245	0.0361	1.5	0.10
Opuntia maxima.....	87.6170	0.0344	1.5	0.10
— cylindrica.....	72.4875	0.0207	1.4	0.093

Toujours les Cactées se distinguent par une transpiration très faible.

La présence des gommés chez les Cactées et d'une cuticule épaisse chez ces espèces végétales ainsi que chez d'autres plantes appartenant à diverses familles, est un sérieux obstacle à la transpiration.

Transpiration d'une même espèce de Cactée à divers états de développement. — Le 17 octobre 1891, j'ai étudié dans les conditions indiquées précédemment la transpiration de diverses Cactées, appartenant au genre *Opuntia*.

Toutes les raquettes observées, sauf trois âgées d'un an, se sont développées côte à côte dans la serre de la Sorbonne. J'ai comparé leur transpiration à celle du *Crassula arborescens*.

Les résultats de cette expérience sont les suivants :

Tableau IV. — Transpiration des Cactées.

Exp. du 17 oct. 1891. — T. 16°,4. — Et. hyg. 0,60.

NOMS des PLANTES.	POIDS	SURFACE en centim. carrés.	PERTES par TRANSPIRATION exprimées en $\frac{1}{10}$ de milligr.		PERTES RAPPORTÉES à Crassula arborescens (nombres a).	
			après 2 heures.	après 20 h. (a).	1 ^o par cm. q. de surface en 1 heure. (1)	2 ^o par gramme de poids frais en 1 heure. (2)
Crassula arborescens.....	gr. 5.426	43.08	167	2532	1.00	1.00
Phyllocactus grandiflorus...	5.177	102.1	325	888	0.45	0.37
Opuntia { 1 mois.....	4.437	20.42	110	746	0.62	0.36
robusta. { 1 — 1/2...	9.361	41.33	229	1755	0.72	0.40
{ 3 —	26.290	73.70	407	3382	0.78	0.28
Opuntia { 1 —	1.405	7.27	79	610	1.43	0.93
maxima. { 4 —	24.401	73.20	230	2690	0.63	0.24
{ 1 —	2.477	14.69	94	546	0.63	0.47
Opuntia { 2 —	7.467	43.57	173	1261	0.49	0.36
monacantha. { 1 an.....	77.364	246.51	514	3477	0.24	0.097
Opuntia { 2 mois.....	15.921	61.00	255	1846	0.51	0.26
tomentosa. { 1 an.....	67.95	131.47	418	3183	0.41	0.10
Opuntia intermedia (1 an)..	57.239	63.25	182	1423	0.38	0.053

La comparaison des séries de nombres [colonnes (1) et (2)]

concernant trois raquettes d'*Opuntia monacantha*, prises à divers âges, montre que :

La perte d'eau par transpiration, soit à surface égale, soit à poids frais égal, diminue avec l'âge et d'une manière très notable, en particulier chez les raquettes parvenues au maximum de leur développement.

Les nombres concernant les *Opuntia tomentosa* et *maxima* conduisent à la même conclusion.

Les nombres 0,36, 0,40 et 0,28, qui expriment les pertes par gramme de poids frais des raquettes d'*Opuntia robusta*, prises à divers âges de un à trois mois, nous enseignent que :

Une raquette transpire de plus en plus depuis son apparition jusqu'à une phase peu avancée de son développement, phase à partir de laquelle, les gommes et la cuticule commençant à y acquérir une réelle importance, l'eau est plus fortement maintenue dans la raquette et la transpiration diminue.

Cependant ces deux facteurs (gommes et cuticule) exercent leur influence indépendamment l'un de l'autre. Ainsi la cuticule n'a pas acquis, au bout de trois mois, chez l'*Opuntia robusta*, une épaisseur telle qu'elle s'oppose activement déjà à la transpiration, puisque la transpiration à surface égale des trois raquettes considérées va en augmentant (0,62, 0,72, 0,78). Mais la raquette de trois mois s'est épaissie sous l'influence de la turgescence et son poids a augmenté plus vite que ne s'est accrue sa surface : d'où la diminution, à poids frais égal, de la quantité d'eau perdue (0,28 au lieu de 0,40).

On peut enfin remarquer que les nombres 0,28 (*Op. robusta*), 0,26 (*Op. tomentosa*), 0,24 (*Op. maxima*), se rapportant à des raquettes de diverses espèces à peu près également charnues et de même âge, sont presque identiques. On en conclut que les *Cactées* ayant la même charnuité, développées dans le même milieu et soumises à des conditions expérimentales identiques, transpirent avec une égale activité.

Considérations générales tirées de l'étude de la transpiration.

— La constitution même des plantes grasses, et surtout celle des plus charnues (abstraction faite de la cuticule), permet de comprendre pourquoi ces plantes transpirent moins que les végétaux ordinaires.

Les cellules ovoïdes du parenchyme sont entourées d'une atmosphère toujours saturée de vapeur d'eau dans les couches les plus profondes. Or M. Leclerc a montré qu'une plante ne transpire pas dans un air saturé d'humidité; il en est de même des éléments de cette plante.

Les cellules profondes du parenchyme ne subissent guère de variations dans leur proportion d'eau que par les échanges osmotiques à travers leurs portions de paroi communes avec les cellules voisines; et la somme de ces portions de paroi commune est très faible relativement à la surface totale de la cellule. Le mouvement de l'eau, de cellule à cellule, est donc plus lent que chez les plantes ordinaires. L'appel de sève par les vaisseaux, réglé par la transpiration, est également restreint : ce qui explique le peu de développement du tissu conducteur chez les végétaux charnus.

Tout organe prend un développement proportionnel à son activité fonctionnelle. Or le développement de l'appareil racinaire d'une plante est fonction de la surface que la plante offre à la transpiration. Chez les plantes grasses en général, et chez les Cactées en particulier, le système racinaire est restreint.

Ainsi, la connaissance d'un phénomène physiologique important, tel que la transpiration, suffit à nous éclairer sur la constitution générale et la structure anatomique du végétal chez lequel ce phénomène a été envisagé.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES DE LA PREMIÈRE PARTIE.

Les plantes grasses sont caractérisées par un développement exagéré du parenchyme, au moins dans la tige ou dans les feuilles, leur appareil conducteur demeurant très réduit.

Ce parenchyme renferme beaucoup d'eau. Les plantes

grasses sont donc plus riches en eau que les plantes ordinaires.

Depuis longtemps on sait que les plantes grasses possèdent une réaction acide, surtout à l'obscurité. M. Mayer a, le premier, montré chez quelques Crassulacées l'existence d'un acide qu'il a appelé *acide isomalique*.

L'acide isomalique se trouve chez toutes les Crassulacées, avec des traces d'acide tartrique et parfois du tannin. — Chez les Mésembrianthémées, l'acide oxalique remplace l'acide malique. — Les Cactées présentent, outre l'acide malique, des gommes mi-partie solubles, mi-partie insolubles et se gonflant dans l'eau, principes signalés déjà par M. Trécul.

Les gommes sont, chez les Cactées, un sérieux obstacle aux recherches dosimétriques des acides; comme les Crassulacées se prêtent beaucoup mieux à l'expérimentation, c'est surtout aux espèces de cette famille que se rapportent la plupart des conclusions suivantes.

Les plantes grasses fabriquent des acides organiques pendant la nuit. Or, contrairement à l'opinion de M. Hugo de Vries, *la formation des acides organiques à l'obscurité est une conséquence de l'assimilation du carbone par ces végétaux exposés préalablement à l'action de la lumière.*

Les principes carbonés, assimilés par la plante à la lumière, sont élaborés pendant la nuit et prennent transitoirement la forme d'acides organiques de réserve. Dès le retour de la lumière, le végétal utilisera ces acides, en faisant participer leurs éléments à des combinaisons plus complexes provoquées par les radiations nouvelles. Aussi, sous l'influence de la lumière, la plante accuse-t-elle une plus faible acidité.

Si l'on prolonge la durée de l'obscurité à laquelle la plante grasse a été soumise, la proportion des acides organiques diminue au bout d'un temps variable d'autant plus rapidement que la plante est plus charnue. Le végétal utilise alors ses réserves acides, plus lentement et d'une manière imparfaite;

les nouveaux organes qu'il forme, pendant cette exposition à l'obscurité, sont dépourvus de chlorophylle et peu développés.

Ainsi les deux phénomènes de l'assimilation chlorophyllienne et de la formation des acides organiques sont étroitement liés : l'expérience montre que la répartition de ces acides, chez les plantes grasses, est en accord avec le développement de la chlorophylle. En dosant les acides organiques dans les diverses régions d'une Crassulacée, on trouve en effet que :

La richesse en acide malique d'une tige et des feuilles qu'elle porte croît à partir du bourgeon terminal jusqu'en un certain point de la tige dont les feuilles très vertes ont atteint leur développement maximum ; puis elle décroît chez les feuilles inférieures qui commencent à subir une altération, sans que la proportion d'acide organique y devienne cependant négligeable (1).

Les feuilles les plus vertes sont donc les plus fortement acides.

De même, si l'on étudie la répartition des acides dans une seule feuille, on trouve que *la partie voisine de l'extrémité, et en même temps la plus riche en chlorophylle, est plus acide que la portion voisine du pétiole.*

Les végétaux charnus renferment beaucoup d'eau (de 90 à 97 pour 100). La présence de cette grande quantité d'eau est-elle liée à l'existence des acides organiques et des gommés chez ces végétaux ? Cela n'est pas douteux. Si l'on compare, à surface égale, les pertes dues à l'évaporation de solutions aqueuses diverses, on remarque que :

Les acides organiques, les gommés, le glucose, etc. en dissolution dans l'eau, ralentissent l'évaporation. Donc, plus une

(1) Les comparaisons effectuées au sujet soit de la répartition des acides, soit de la répartition de l'eau, soit de la transpiration, portent toutes sur des nombres se rapportant à 1 gramme de poids frais de l'organe étudié.

plante, plus un organe, renferment de ces principes, plus ils devront retenir d'eau.

L'étude de la répartition de l'eau dans les diverses régions d'une plante grasse (Crassulacées) m'a conduit à l'énoncé d'une conclusion semblable à celle que j'ai formulée plus haut pour la répartition des acides :

La quantité d'eau répartie dans la tige feuillée d'une plante grasse augmente progressivement à partir du sommet jusqu'en un point de la tige correspondant aux feuilles adultes parfaitement vivantes, puis diminue jusqu'à la base de la tige. — Les feuilles renferment plus d'eau que la tige, et la proportion d'eau maxima correspond aux feuilles adultes les plus jeunes et les plus vertes.

La comparaison de la transpiration des plantes grasses et de celle des végétaux ordinaires montre que : soit à égalité de surface, soit à égalité de poids frais, parmi les plantes à épiderme mince, celles qui transpirent le moins sont les plantes grasses, et cela d'autant moins que leur carnosité est plus accentuée. — Il en est de même des végétaux pourvus d'une épaisse cuticule. — Les Cactées les plus charnues sont celles qui transpirent le moins.

Les plantes grasses transpirent donc moins activement en général que les végétaux ordinaires. Or, les unes, comme les Crassulacées et les Mésembrianthémées, ont un épiderme peu cutinisé; les autres comme les Cactées, ont une cuticule très épaisse, et les *Opuntia* présentent en outre une plaque hypodermique cristalline d'oxalate de chaux.

L'inégalité d'épaisseur de la cuticule se rencontre également chez les végétaux ordinaires. On sait que plus la cuticule est épaisse, moins rapide est la transpiration.

Pourquoi donc trouve-t-on, dans tous les cas, même chez les Crassulacées, une très faible transpiration ?

La faible émission de vapeur d'eau chez les plantes charnues a d'abord pour cause importante, à la lumière, l'absence

de chlorophylle dans le parenchyme profond; la chloro vaporisation ne s'effectue que dans la région superficielle du végétal.

Un autre facteur intervient qui retarde la transpiration des plantes grasses : à savoir les acides organiques pour les Crassulacées et les Mésembrianthémées, les acides et les gommes pour les Cactées.

En comparant les quantités d'eau transpirée par les diverses parties d'une Crassulacée et la proportion d'acide malique contenue dans les mêmes régions d'une autre plante identique à la première, on peut énoncer à la loi suivante :

La courbe de l'eau transpirée par les diverses régions d'une plante grasse présente un minimum correspondant au maximum de la courbe de l'acide malique contenu dans les mêmes régions.

Cette relation entre la répartition des acides organiques et l'intensité de la transpiration est la conséquence de l'obstacle apporté par ces substances à l'évaporation de l'eau dans laquelle elles sont dissoutes.

DEUXIÈME PARTIE

DEUXIÈME PARTIE

RESPIRATION ET ASSIMILATION CHLOROPHYLLIENNE COMPARÉES CHEZ LES PLANTES GRASSES ET LES VÉGÉTAUX ORDINAIRES

HISTORIQUE.

1° *Respiration*. — Th. de Saussure (1) s'est occupé le premier, avec un réel succès, de la respiration comparée chez les végétaux. Étudiant les échanges gazeux de diverses plantes avec l'air renfermé dans un récipient à l'obscurité, il vit que toutes les plantes avaient diminué le volume de l'air pendant la nuit (ce qu'il appela inspiration) et l'avaient augmenté pendant le jour (ce qu'il appela expiration). L'activité de ces échanges fut trouvée *maximum* chez certains arbres qui se dépouillent de leurs feuilles pendant l'hiver (Abricotier, Hêtre, etc.), et *minimum* chez les plantes fortement grasses et des plantes de marais comme l'*Alisma Plantago*.

Le savant physiologiste fit remarquer d'abord que les plantes grasses sont douées d'une force de végétation assez grande pour rester saines pendant plusieurs jours, et qu'il est préférable d'opérer sur ces végétaux pour mesurer l'inspiration et l'expiration. Puis il compara l'inspiration chez diverses plantes. Il reconnut que, pendant la nuit, les feuilles de Chêne, de Marronnier d'Inde, de *Sedum reflexum*, etc., absorbent plus d'oxygène qu'elles ne dégagent d'acide carbonique, et que ce dégagement, en particulier, est à peine sensible avec le *Cactus Opuntia*, le *Crassula Cotyledon*, le *Sempervivum tectorum*, l'*Agave americana*, le *Stapelia variegata*.

(1) Th. de Saussure : *Recherches chimiques sur la végétation*. Paris, 1804.

Par l'exposition de l'*Opuntia vulgaris* dans un récipient clos, à l'obscurité de la nuit, Th. de Saussure a trouvé, le lendemain au lever du soleil, que le gaz entourant la raquette ne contenait plus que 14 pour 100 d'oxygène au lieu de 21 pour 100 qu'il renfermait la veille. Pas d'acide carbonique dégagé; l'eau de chaux n'en accusait pas. Ainsi pour certaines plantes, d'après l'auteur, le rapport $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ est plus petit que l'unité; pour les plantes grasses, il est presque nul.

Th. de Saussure reconnut que les plantes absorbent plus d'oxygène quand la température augmente; que cette absorption d'oxygène a lieu, mais de plus en plus lentement, jusqu'à ce que la plante en soit saturée, dit-il; après quoi, le volume de l'atmosphère ambiante ne change plus jusqu'à ce qu'elle ne contienne plus d'oxygène.

Le volume d'oxygène absorbé égale le volume d'acide carbonique dégagé.

Quand tout l'oxygène a disparu, le volume de l'atmosphère confinée augmente par suite d'un dégagement d'acide carbonique qui accompagne l'altération, puis la mort de la plante.

Ces phénomènes ne se produisent pas, ajoute l'auteur, avec les feuilles ordinaires qui dégagent autant d'acide carbonique qu'elles absorbent d'oxygène.

L'éminent physiologiste fait suivre l'exposé de cette série d'expériences intéressantes, des résultats, moins importants d'ailleurs, qu'il a obtenus en recherchant l'action d'un mélange d'oxygène et d'acide carbonique sur les raquettes d'*Opuntia*: il trouve que les deux gaz sont absorbés *en même raison* pendant la nuit, et que l'inspiration est plus prompte lorsqu'il y a de l'acide carbonique. Cette dernière observation ne nous paraît pas surprenante, étant connu le coefficient de solubilité de l'acide carbonique. Mais ce n'est pas là encore l'explication plausible qui puisse en être donnée; celle-ci découlera de mes propres observations.

Peu d'expériences nouvelles ont été faites depuis le remarquable travail de Th. de Saussure sur les plantes grasses.

M. Detmer (1) ayant insisté sur ce fait que les tissus des Crassulacées et de beaucoup de plantes grasses renferment des acides organiques libres en plus grande quantité la nuit que le jour, dit que la formation de ces acides dépend de l'exposition de ces plantes à l'obscurité à basse température et qu'elle est due à la combustion incomplète d'hydrates de carbone accumulés dans ces végétaux. Les acides organiques se détruisent plus ou moins complètement sous l'influence de la lumière. Comparant à l'obscurité la diminution des volumes gazeux que font éprouver une plante grasse et une plante ordinaire aux atmosphères confinées dans lesquelles on les renferme, M. Detmer observe que la plante grasse absorbe plus d'oxygène que l'autre. « Ainsi, conclut-il, en dehors de la respiration normale, les plantes grasses absorbent de l'oxygène sans production correspondante d'acide carbonique, pour la transformation des hydrates de carbone en acides organiques. »

M. Mayer (2) a montré que c'est l'acide isomalique qui prédomine chez les Crassulacées; cet acide, décomposé à la lumière, est la source principale de l'oxygène émis par ces plantes, même dans une atmosphère dépourvue d'acide carbonique.

En résumé l'étude de la respiration des plantes grasses n'a donné lieu jusqu'ici qu'à des recherches très générales. Les physiologistes ont rarement fait à ce sujet quelques mesures plus ou moins précises. Aucun d'entre eux n'a, depuis Th. de Saussure, tenté d'établir les rapports ou les différences qui peuvent exister entre la respiration des plantes grasses et celle des plantes ordinaires.

Je me suis efforcé de tirer d'une pareille étude quelques matériaux propres à élargir le champ des connaissances sérieusement acquises par l'expérience, connaissances applicables seulement jusqu'ici aux plantes ordinaires et dont la science est redevable aux remarquables recherches de Dutrochet, Mohl, Boussingault, de Fauconpret, Garreau, Frémy, Cahours, Wiesner, Bœhm, Dehérain, Moissan, Lechartier, Bellamy, Vesque,

(1) Detmer : *Pflanzenphysiologie*, p. 176.

(2) Mayer : Ueber die Sauerstoffausscheidung einiger Crassulaceen (*Landwirthschaft l. Versuchsstationen*, t. XXI, 1880).

Maquenne, Godlewski, Askenasi, Borodine, Van Tieghem, Wolkoff, Mayer, Rischavi, Schlösing, Müntz, etc., etc. Ces recherches ont été analysées et complétées, tout au moins pour certains points des plus importants, par les beaux travaux de MM. Bonnier et Mangin (1) sur la respiration des végétaux (Champignons, tissus sans chlorophylle, tissus verts à l'obscurité).

2° *Assimilation chlorophyllienne*. — On sait que toute plante verte, exposée à la lumière, est le siège de deux séries d'échanges gazeux :

Par la respiration, la plante absorbe de l'oxygène et dégage de l'acide carbonique nuit et jour. Par l'assimilation chlorophyllienne, elle absorbe au contraire de l'acide carbonique et dégage de l'oxygène sous l'influence de radiations spéciales, dont certaines radiations lumineuses, et par ses parties vertes seulement.

Depuis le moment où la physiologie végétale a intéressé les naturalistes jusqu'à ces dernières années, les deux phénomènes dévoilés, l'un par de Saussure et Garreau (2), l'autre par Boussingault (3) et Claude Bernard (4), n'ont été qu'imparfaitement étudiés.

Th. de Saussure a, le premier, mis en évidence la respiration des plantes à la lumière par l'expérience suivante : Une plante est renfermée à la lumière dans une atmosphère confinée dont on absorbe l'acide carbonique par l'eau de chaux. Au bout de plusieurs heures, le volume du gaz oxygène a diminué dans le récipient ; dans l'eau de chaux s'est formé un précipité : donc à la lumière la plante a absorbé de l'oxygène et dégagé de l'acide carbonique.

Boussingault, exposant une plante avec un bâton de phosphore dans un récipient plein d'acide carbonique, à une lumière diffuse excessivement faible, a vu luire le phosphore : ce qui ne s'est pas produit lorsque l'appareil avait été préalablement soumis à une obscurité complète. Ainsi, à la lumière, la plante dégage

(1) G. Bonnier et L. Mangin : *Recherches sur la respiration des végétaux* (Ann. des sc. nat., 6^e série, t. XVII, XVIII et XIX, 7^e série, t. II).

(2) Garreau : Ann. des sc. nat., 3^e série, t. XV et XVI.

(3) Boussingault : *Agronomie, Chimie agricole et Physiologie*, t. III, IV et V.

(4) Cl. Bernard : *Leçons sur les phénomènes de la vie*. Paris, 1878.

de l'oxygène aux dépens de l'acide carbonique qu'elle absorbe.

Claude Bernard, par la méthode des anesthésiques, est arrivé à la même conclusion.

Toutes les expériences réalisées pendant plus de soixante ans par les physiologistes, au point de vue des échanges gazeux à la lumière, avaient pour but l'étude de l'*expiration*, comme disait Th. de Saussure, c'est-à-dire la résultante des deux phénomènes superposés.

En ce qui regarde les plantes grasses, de Saussure a fait quelques observations importantes :

Il exposa à la lumière une raquette d'*Opuntia vulgaris* de volume 119 centim. cubes, dans un récipient contenant 951 centim. cubes d'air, *sans acide carbonique*. Le soir, il observa une augmentation de 87 centim. cubes de gaz, sans acide carbonique; l'air contenait alors 27,25 pour 100 d'oxygène au lieu de 21 pour 100 au début.

Les modifications subies par l'atmosphère se déduisent des nombres suivants :

Gaz.	Début de l'expérience.	Fin de l'expérience.	Différence.		
Oxygène....	200 cent. cubes.	283 cent. cubes.	+	83 cent. cubes.	
Azote.....	751 —	755 —	+	4 —	

Ainsi, d'après de Saussure, la raquette a dégagé pendant le jour : 83 cent. c. d'oxygène et 4 cent. c. d'azote. Cette même raquette avait inspiré la nuit précédente 79 centim. cubes d'oxygène. Il la soumit alternativement à l'obscurité et à la lumière, dans des atmosphères renouvelées, pendant sept jours et sept nuits successifs ; les inspirations d'oxygène pendant la nuit et les expirations diurnes d'azote crurent constamment.

La somme des inspirations des sept jours est égale à 331 centimètres cubes d'oxygène.

La somme des expirations des sept jours est égale à 584 centimètres cubes, dont 460,35 d'oxygène et 123,65 d'azote.

La dernière expiration renfermait plus de la moitié en azote, tandis que la première en contenait à peine $\frac{1}{21}$.

De Saussure a obtenu des résultats du même genre en mesurant les inspirations soit dans l'eau distillée, soit dans l'azote ; il a constaté toutefois que, dans ces conditions d'expérience plus défavorables à la végétation, le dégagement d'azote était plus important. Aussi l'auteur genevois conclut-il : le dégagement d'azote provient de la décomposition de la plante qui en émet toujours quand elle souffre.

Dans un autre ordre d'idées, de Saussure montre que l'oxygène est nécessaire pendant la nuit à la vie du *Cactus Opuntia* et que l'acide carbonique lui est indispensable pendant le jour. Ainsi une raquette d'*Opuntia* plongée dans l'azote pendant la nuit et dans l'air pendant le jour est morte au bout de cinq jours, tandis que soumise à l'expérience inverse, une autre raquette vivait encore quinze jours après.

Les plantes ordinaires, d'après de Saussure, périssent rapidement si, pendant le jour, elles sont placées dans une atmosphère dépourvue d'acide carbonique par l'eau de chaux ou la potasse ; les plantes grasses résistent plus longtemps, car elles ont un parenchyme plus épais et un épiderme moins poreux, retenant plus facilement l'acide carbonique. Il déduit de ce qui précède :

« Les plantes, et en particulier le *Cactus Opuntia*, en décomposant l'acide carbonique à la lumière, s'assimilent une partie de l'oxygène qui y était contenu, en même temps qu'elles en fixent le carbone. »

L'éminent physiologiste montre enfin que « l'expiration du Cactus est en raison de l'inspiration ». Un Cactus, ayant inspiré à l'obscurité pendant 40 heures environ tout l'oxygène qu'il peut absorber, abandonne ensuite au soleil, pendant 7 heures et demie ou 8 heures, une quantité de gaz plus grande que s'il n'a passé qu'une nuit à l'obscurité. « Je crois ce résultat important, ajoute de Saussure ; car il prouve que l'émission d'oxygène, qui est un effet de l'inspiration, ne doit pas être confondue avec l'émission qu'on pourrait attribuer à la décomposition de l'eau. »

Toutes ces déductions, malgré leur peu de rigueur, n'en sont pas moins très remarquables pour l'époque à laquelle elles ont

été formulées. Bien que la chimie fût encore dans l'enfance, Th. de Saussure en a tiré tout le profit possible pour interpréter, au commencement de ce siècle, les phénomènes physiologiques qui s'accomplissent chez les végétaux. Il a compris l'assimilation chez les plantes comme il a traduit leur respiration ; et chez les plantes grasses il a fait entrevoir des réactions un peu différentes de celles qui se passent chez les végétaux ordinaires. On peut s'étonner que d'aussi beaux travaux n'aient pas suscité un mouvement scientifique immédiat dans les recherches physiologiques concernant les plantes.

C'est seulement en 1861, après dix-sept ans de recherches variées, que Boussingault (1), discutant le travail de Th. de Saussure surtout au sujet du dégagement de l'azote, et critiquant les expériences de quelques-uns de ses devanciers : Daubeny (2), Drapper (3), Cloëz et Gratiolet (4), montre que la quantité d'azote, considérée comme dégagée par les plantes, est exagérée puisqu'elle surpasserait même la proportion de ce corps simple contenue dans les tissus au début de l'observation.

Il incline à croire que les appareils employés par de Saussure n'étaient pas suffisamment isolés de l'air extérieur. Boussingault constate, d'autre part, qu'il est très difficile de se débarrasser de l'air dissous dans l'eau ou confiné dans le tissu des plantes : vide, ébullition préalable de l'eau... sont des moyens tout à fait insuffisants pour chasser cet air. Aussi ne s'étonne-t-il pas que Cloëz et Gratiolet, bien qu'en opérant avec habileté, aient toujours trouvé de l'azote dans le gaz dégagé par les végétaux à la lumière. Huit tiges de *Potamogeton perfoliatum*, placées à la lumière dans de l'eau privée d'air par ébullition et légèrement imprégnée d'acide carbonique, ont dégagé du gaz oxygène renfermant de moins en moins d'azote : 84,3 d'oxygène et 15,7 d'azote le premier jour, 97,10 d'oxygène et 2,90 d'azote

(1) Boussingault : *Sur la nature des gaz produits*, etc. (Comptes rendus de l'Acad. des sc., t. LIII, 1862, p. 862 et 884.)

(2) Daubeny : *Transactions philosophiques*, 1839.

(3) Drapper : *Annales de Chimie et de Physique*, 3^e série, t. XI, p. 114.

(4) Cloëz et Gratiolet : *Annales de Chimie et de Physique*, 3^e série, t. XXXII, p. 41.

le huitième jour. Cet azote avait évidemment pour origine l'air retenu dans le tissu végétal ou dans l'eau.

Aussi, pour vérifier si oui ou non les plantes dégagent de l'azote, Boussingault entreprend de belles recherches comparatives dans lesquelles il dose tous les gaz, aussi bien ceux qui proviennent du végétal que ceux dissous dans l'eau. Il opère avec des plantes très diverses et, dans tous les cas, il obtient, outre l'oxygène dégagé à la lumière, une faible quantité de gaz dans lequel il reconnaît de l'azote, de l'oxyde de carbone et de l'hydrogène protocarboné.

Les feuilles de Pêcher, par exemple, ayant absorbé $44^{\text{cmc}},84$ d'acide carbonique, ont dégagé $41^{\text{cmc}},92$ d'oxygène, plus $0^{\text{cmc}},24$ de gaz ($\text{Az}, \text{CO}, \text{C}^2\text{H}^4$), soit $\frac{24}{4192} = 0,0057$ du gaz oxygène dégagé.

MM. Bonnier et Mangin (1) se sont préoccupés plus récemment de la même question. Ils renferment des plantes dans une atmosphère confinée, et déterminent, au bout de deux à trois heures, les variations éprouvées par le gaz et la pression dans l'appareil contenant les plantes. Ils considèrent comme négligeable la très faible différence trouvée entre la variation de pression observée et celle qui est calculée d'après les modifications qu'indique l'analyse du gaz confiné. Ils déduisent de leurs expériences que « l'augmentation de la teneur centésimale en azote, révélée dans quelques expériences, n'est qu'apparente ; elle est due à la diminution du volume total provoquée par l'absorption d'un volume d'oxygène supérieur au volume d'acide carbonique émis. »

Les plantes grasses dégagent-elles seulement des traces d'azote ou n'en émettent-elles pas du tout? Je me propose de dire quelques mots sur cette question délicate.

Toutes les recherches physiologiques sur les échanges gazeux des plantes grasses se bornent à peu près aux observations que j'ai mentionnées plus haut.

MM. Bonnier et Mangin (2) ont, dans ces dernières années,

(1) Bonnier et Mangin : *Recherches sur la respiration et la transpiration des Végétaux*. (Annales des sc. nat., Bot., 6^e série, t. XVII, p. 265 et t. XIX, p. 228.)

(2) G. Bonnier et L. Mangin : *L'action chlorophyllienne séparée de la respiration*. Annales des sc. nat. 7^e série, t. III, 1886.)

nettement dégagé, dans les mesures, l'assimilation chlorophyllienne du phénomène protoplasmique inverse produit simultanément par la respiration.

Connaissant le volume c de l'acide carbonique dégagé et le volume o de l'oxygène absorbé par la respiration d'une plante ; puis le volume c' d'acide carbonique absorbé et le volume o' de l'oxygène dégagé par la résultante de la respiration et de l'assimilation superposées, les deux auteurs en déduisent les échanges gazeux se rapportant à l'assimilation seule.

La plante a dégagé, par l'assimilation seule, la quantité o d'oxygène immédiatement utilisée par la respiration, plus la quantité o' d'oxygène trouvée en excès à la fin de l'expérience.

Soit $O = o + o'$ Oxygène dégagé par l'assimilation seule.

La plante a, d'autre part, absorbé par l'assimilation seule, la quantité c d'acide carbonique dégagé par la respiration, plus la quantité c' disparue dans l'atmosphère ambiante à la fin de l'expérience ; d'où

$C = c + c'$ Acide carbonique absorbé par l'assimilation seule.

Le rapport $\frac{O}{C} = \frac{o + o'}{c + c'} = a$ représente, d'après MM. Bonnier et Mangin, l'assimilation chlorophyllienne.

Ce rapport est quelque peu inexact, ainsi qu'ils l'ont fait remarquer, puisque la respiration des plantes est un peu différente à la lumière et à l'obscurité.

Chaque espèce végétale leur a donné trois rapports :

$\frac{CO_2}{O} = r$ concerne la respiration,

$\frac{o}{c} = R$ concerne la résultante et

$\frac{O}{C} = a$ représente l'assimilation chlorophyllienne.

Telle est la marche suivie par MM. Bonnier et Mangin dans leurs recherches sur les échanges gazeux des plantes à la lumière et à l'obscurité. Ces recherches ne renferment aucune

donnée relative aux plantes grasses. Il y a là une lacune que je me suis proposé de combler.

PLAN GÉNÉRAL.

L'étude des échanges gazeux des plantes grasses concerne, comme celle des plantes ordinaires, leur respiration et leur assimilation.

Dans un premier chapitre, après avoir rapidement exposé le procédé expérimental adopté, je présenterai les principaux résultats que j'ai obtenus en faisant respirer à l'obscurité des plantes grasses variées. De l'examen de ces résultats se dégageront les variations qu'éprouvent l'intensité des échanges gazeux et le rapport $\frac{CO^2}{O}$ des gaz échangés entre la plante et l'atmosphère sous diverses influences telles que : la respiration de jour ou de nuit, l'âge et la carnosité de la plante, la température, l'action de l'obscurité prolongée...

L'étude de l'assimilation des végétaux charnus formera l'objet d'un deuxième chapitre. Appliquant la méthode de MM. Bonnier et Mangin dont j'ai dit à dessein quelques mots plus haut, je séparerai les phénomènes de l'assimilation chlorophyllienne et de la respiration. Après avoir établi les valeurs du rapport $\frac{O}{C} = a$, concernant l'assimilation chlorophyllienne, chez des espèces végétales à carnosité variée, je m'efforcerai de montrer que, par leurs échanges gazeux à la lumière comme à l'obscurité, les plantes grasses forment une chaîne continue avec les végétaux ordinaires : ces derniers se comportant, au point de vue physiologique, d'une manière presque identique aux plantes grasses qui possèdent le minimum de carnosité.

CHAPITRE I

Respiration des plantes grasses; comparaison avec celle des végétaux ordinaires

Les plantes grasses (Crassulacées, Mésembryanthémées, Cactées, etc.) renferment des acides organiques dont la proportion augmente pendant le jour et diminue sous l'influence de la lumière et de la chaleur; à la température de 40 à 45°, une plante grasse perd presque totalement son acidité, ainsi que l'a montré M. Hugo de Vries. Ce physiologiste pense que, dans les stations naturelles où croissent les plantes grasses, si la température atteignait de 40 à 45° pendant la nuit, ces plantes ne produiraient pas d'acides organiques. Je me range volontiers à cet avis et j'en donnerai plus loin les raisons.

Les oscillations constantes que subit la proportion des acides organiques doivent avoir un certain retentissement sur les échanges gazeux des plantes grasses placées dans des conditions diverses telles que: l'obscurité et une température modérée; l'obscurité et une température progressivement croissante. L'influence de ces conditions sur les quantités d'oxygène absorbé et d'acide carbonique émis par les végétaux charnus sera établie par de nombreuses expériences.

Méthode adoptée. — Appareils. — J'ai adopté la méthode de l'air confiné dans les recherches qui suivent. Elle consiste à placer une portion détachée d'un végétal (tige feuillée, feuille, raquette de Cactée) dans une éprouvette ou un manchon, de forme variable avec celle de la plante étudiée, contenant un certain volume d'air isolé par du mercure de l'air extérieur. L'analyse du gaz confiné est faite au début et à la fin de chaque expérience au moyen de l'appareil de MM. Bonnier et

Mangin (1); les nombres obtenus permettent d'évaluer les compositions initiale et finale de l'air entourant la plante, et d'apprécier les échanges gazeux de cette dernière.

Mes appareils ont été très simples le plus souvent. Des éprouvettes, ayant au maximum 150 centimètres cubes de volume, reposaient sur le mercure; elles étaient entourées d'un manchon de papier noir épais, pour que les plantes fussent plongées dans l'obscurité. La paroi de l'éprouvette était légèrement mouillée par un peu d'eau distillée que je rejetais avant d'introduire la plante (l'air confiné était ainsi saturé d'humidité). J'ai cru devoir éviter la présence d'une légère couche d'eau sur le mercure parce que, dans certains cas, les échanges gazeux des plantes grasses sont très faibles, et la quantité d'acide carbonique dissoute dans cette eau eût apporté aux résultats une cause d'erreur appréciable. Les vapeurs mercurielles ne pouvaient guère se produire puisque, l'air étant saturé d'humidité, une buée recouvrait toujours la surface du mercure.

Les éprouvettes en expérience étaient recouvertes d'une cloche dans laquelle un thermomètre indiquait la température. Pour recueillir un peu du gaz à analyser, il suffisait de transporter l'éprouvette sur la cuve à mercure, de brasser le gaz trois ou quatre fois de suite et d'en recueillir quelques bulles dans un petit tube à essais transporté ensuite sur la cuve de l'appareil à analyses.

Quand les plantes étudiées atteignaient de grandes dimensions, j'utilisais soit des manchons cylindriques, soit des éprouvettes plates (en particulier pour les raquettes de Cactées), en communication avec des appareils à prises de gaz.

Un manchon cylindrique AB reposant sur une cuve à mercure C est pourvu, à sa partie supérieure d'un bouchon de liège traversé: — par le tube d'aspiration D communiquant avec l'appareil à prise G; — par le thermomètre *t* destiné à indiquer la température du manchon; — par le tube d'un manomètre à air libre *m* qui permet de mesurer la pression du gaz dans le

(1) E. Aubert : *Nouvel appareil de MM. Bonnier et Mangin pour l'analyse des gaz.* (Rev. gén. de Bot., t. III, p. 97.)

manchon et de vérifier si l'appareil est bien isolé de l'air extérieur, quand on y fait un vide partiel à l'aide de l'appareil à prise G.

Les tubes D et *m* ont une section intérieure qui ne dépasse pas 1 millimètre de diamètre.

Pour assurer la fermeture du manchon par le bouchon *b*, on enfonce totalement celui-ci de telle sorte qu'il forme, avec le

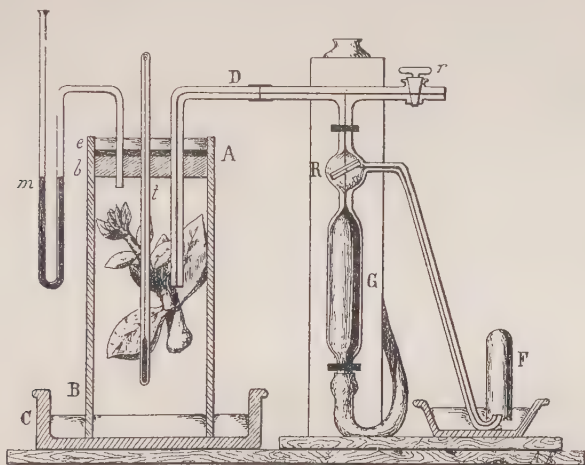


Fig. 10. — Appareil servant à l'étude de la respiration et de l'assimilation des plantes. AB, manchon destiné à recevoir la plante et reposant sur la cuve à mercure C, il est fermé en haut par un bouchon de liège *b*, une légère couche de mastic Golaz et une nappe de mercure *e* qui recouvre le tout; D, tube de communication du manchon avec l'appareil à prise G; F, petit tube dans lequel on recueille le gaz à analyser; *r*, robinet servant à isoler l'appareil de l'air extérieur; R, robinet à 3 voies permettant d'établir la communication de l'éprouvette G, soit avec le manchon pour le brassage du gaz, soit avec le tube F pour recueillir quelques bulles gazeuses; *t*, thermomètre; *m*, manomètre.

bord du manchon, une cuvette dans laquelle on verse du mastic Golaz fondu, en une couche de plusieurs millimètres d'épaisseur; on chauffe cette couche de temps à autre avec une petite lampe Bunsen, ainsi que le bord du manchon, jusqu'à ce qu'il n'y ait ni bulles dans la couche de mastic, ni solution de continuité avec la paroi du verre. Sur le tout, on verse, au moment où l'appareil est définitivement installé, une nappe de mercure d'environ 1 centimètre d'épaisseur. (L'utilité de cette nappe de mercure provient de ce que parfois le mastic se fendille, d'une

manière à peine appréciable, il est vrai, pendant la durée d'une expérience. On évite ainsi une petite cause d'erreur, le mercure s'opposant à la communication, par les fentes, de l'air extérieur avec le gaz confiné.) Le tube D est mis en rapport avec l'appareil à prise par un bout de caoutchouc épais, recouvert d'une forte couche de gélatine glycerinée en fusion et appliquée au moyen d'un pinceau.

Marche d'une expérience. — On mouille intérieurement la paroi du manchon avec un linge, on y introduit la plante dont on a déterminé le poids frais; le manchon est enveloppé de papier noir et placé sur la cuvette C. La communication du tube D avec l'appareil à prise est établie, le robinet *r* ouvert et le mercure est versé sur le manchon en *e*. On recouvre de ouate, également coiffée de papier noir, la partie supérieure du manchon et une certaine longueur des tubes de verre *m* et D qui, par réfraction, laisseraient pénétrer un peu de lumière jusqu'à la plante.

Au bout d'un quart d'heure environ, une fois la température du manchon constante, on brasse l'air plusieurs fois à l'aide de l'appareil G, puis on fait passer 2 ou 3 centimètres cubes de ce gaz dans l'éprouvette F pour l'analyser.

On procède de même à la fin de l'expérience.

La marche suivie est à peu près la même en ce qui concerne la prise de gaz dans les éprouvettes plates.

Mesure du volume du gaz employé. — 1° Dans les petites éprouvettes cylindriques, j'ai soigneusement déterminé le niveau du mercure au début de l'expérience, à l'aide d'une grande étiquette dont le bord inférieur formait un plan tangent au ménisque du mercure, l'air de l'éprouvette étant à la pression atmosphérique.

L'expérience terminée, j'ai mesuré, à l'aide d'une pipette graduée en $\frac{1}{10}$ de centimètre cube, la quantité d'eau, prise à la température du laboratoire, nécessaire pour remplir l'éprou-

vette jusqu'au niveau indiqué par l'étiquette, le ménisque concave de l'eau étant tangent à ce plan.

J'ai procédé de même avec les éprouvettes plates, mais en employant plusieurs étiquettes disposées sur les deux faces.

Cette détermination du volume gazeux, dans lequel la plante a été plongée au début, m'a servi pour apprécier et comparer l'intensité de la respiration chez les végétaux charnus ou non ; elle n'était pas nécessaire pour l'établissement du rapport $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$.

Ce procédé de mesure n'est pas à l'abri de toute critique ; des bulles gazeuses peuvent rester adhérentes aux feuilles ; je les ai éliminées avec une pointe fine quand il s'en est trouvé. Toutefois ces bulles se forment moins avec les plantes grasses qu'avec les végétaux ordinaires, car, en raison de leur turgescence, les feuilles charnues ont une surface lisse sur laquelle les bulles d'air se fixent plus difficilement.

2° L'évaluation du volume de gaz renfermé dans le manchon AB a été faite de plusieurs manières :

Première manière. — On mesure très exactement les dimensions intérieures de l'appareil, depuis le sommet (face inférieure du bouchon) jusqu'au niveau du mercure dans la cuve C, le gaz étant toujours pris à la pression atmosphérique au début. On soustrait, de ce volume, ceux de la plante, de la partie du thermomètre et des tubes qui y sont plongés. On ramène à 760 millimètres.

Deuxième manière. — Soit x le volume cherché de l'air dans le manchon, H la pression barométrique au début de l'expérience. Au moyen de l'appareil à prises, on enlève un volume v de gaz mesuré dans une petite éprouvette graduée en dixièmes de centimètre cube. La pression dans le manchon est devenue $(H-h)$ (h est mesuré au cathétomètre).

La valeur de x est tirée de la formule : $vH = (x-v)h$

$$x = \frac{v(H+h)}{h}.$$

Cette marche serait préférable à la première, si l'on ne com-

mettait pas une petite erreur dans l'évaluation du volume v . En admettant que l'erreur atteint une $\frac{1}{2}$ division de l'éprouvette graduée, en puisant 8 centimètres cubes de gaz dans le manchon, on fait une erreur de $\frac{1}{20}$ du volume extrait. L'erreur totale commise est d'environ 10 centimètres cubes pour un volume $x=1,600$ centimètres cubes.

De tels écarts auraient une réelle importance, si je devais me baser sur les volumes initial et final de l'air pour apprécier le rapport $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ des échanges gazeux de la plante avec l'air dans lequel elle est renfermée. Il n'en est pas ainsi; je me sers uniquement du volume initial pour apprécier l'intensité du phénomène respiratoire chez le végétal, à une température déterminée.

La comparaison des intensités de la respiration chez les diverses plantes étant basée sur la moyenne d'un certain nombre d'expériences réalisées avec chaque espèce végétale, et la comparaison de ces moyennes exigeant, de la part de l'observateur, une marge assez large pour l'énoncé de ses conclusions, on voit que les erreurs auxquelles je viens de faire allusion n'ont plus, à ce point de vue, aucune portée et peuvent être considérées comme négligeables.

Durée d'une expérience. — J'ai étudié la respiration des plantes grasses en employant des tiges feuillées, des feuilles seules ou des raquettes. Les tiges feuillées étaient placées entières dans l'appareil chaque fois que leurs dimensions le permettaient (*Sedum* en général).

Les plantes grasses présentent, dans ce genre d'étude, un très grand avantage sur les végétaux ordinaires, car leurs fragments continuent à vivre normalement pendant plusieurs heures après avoir été détachés, et même pendant plusieurs jours, en ce qui concerne les raquettes de Cactées un peu épaisses. J'ai donc pu, sans inconvénient, étudier la respiration à l'obscurité pen-

dant tout un jour (9 à 10 heures) et tout une nuit (12 à 14 heures). Les plantes ordinaires sont beaucoup plus délicates.

La diffusion des gaz à travers la paroi des plantes grasses n'est donc pas modifiée pendant la durée d'une expérience. Le travail de M. Mangin (1) sur la pénétration ou la sortie des gaz dans les plantes nous permet d'entrevoir, avant toute recherche spéciale, que les Cactées pourvues d'une forte cuticule épidermique ont de faibles échanges gazeux avec l'atmosphère, surtout si l'on songe, comme l'a montré de Candolle, que le nombre de leurs stomates est notablement inférieur à celui des autres plantes. M. Mangin a trouvé, en effet, que le Cactus et l'Aloès sont rangés parmi les plantes dont la surface cutinisée se laisse le moins rapidement traverser par l'acide carbonique.

Les Crassulacées, dont les feuilles ont un épiderme mince, se rapprochent de la plupart des végétaux ordinaires. Leurs échanges gazeux nous paraissent, dès maintenant, devoir être supérieurs à ceux des Cactées.

Gaz contenus dans les organes étudiés. — Les plantes introduites dans une atmosphère confinée peuvent en modifier la composition par le mélange mécanique préalable de l'air que contiennent leurs lacunes avec l'air extérieur.

MM. Bonnier et Mangin ont fait remarquer, que, par le brassage du gaz tant interne qu'externe à la plante, on en peut facilement obtenir la composition exacte. Ils ont montré que les plantes ordinaires, le plus souvent, ne modifient pas la composition de l'air extérieur, leur atmosphère interne étant très réduite. Le brassage préalable de l'air est donc à peu près inutile avec ces végétaux. Une observation du même genre s'applique aux plantes grasses peu charnues et pourvues d'une mince cuticule, comme la plupart des Crassulacées; après brassage, la composition de l'air n'est pas changée, par le mélange à l'air extérieur du gaz renfermé dans ces plantes, surtout si elles sont plongées dans un volume d'air 15 ou 20 fois égal à leur propre volume.

(1) L. Mangin : *Recherches sur la pénétration ou la sortie des gaz dans les plantes.* (Annales de la science agronomique, française et étrangère. t. I, 1888.)

Mais pour les Crassulacées très charnues, le brassage de l'air est indispensable avant de faire une prise de gaz quelconque.

Le résultat n'est malheureusement pas aussi satisfaisant avec les Cactées. Malgré le brassage, si parfait qu'il soit, on ne peut obtenir un mélange homogène du gaz de la plante avec l'air ambiant, car le gaz intérieur se déplace assez difficilement dans les lacunes. Ainsi, j'ai soumis au vide, approché à 3 ou 4 centimètres de mercure, une raquette de Cactée plongée dans de l'eau distillée et récemment bouillie, sous une éprouvette reposant dans un cristalliseur également plein d'eau (le tout était recouvert d'une cloche); le gaz intérieur de la raquette s'en est échappé au début, avec abondance, par la section de base et les cicatrices d'insertion des feuilles tombées; ce gaz se rassemblait au sommet de l'éprouvette au-dessus de l'eau; j'ai laissé rentrer de l'air dans le récipient; la pression atmosphérique a fait pénétrer l'eau dans les lacunes de la raquette à la place de l'air précédemment extrait. J'ai répété la même opération cinq ou six fois successivement, et des bulles gazeuses se sont toujours dégagées; les dernières bulles étaient, il est vrai, de très petit volume.

La composition du gaz recueilli de cette manière, bien que légèrement modifiée par la dissolution d'une faible partie de ce gaz dans l'eau, montre que l'air intérieur des Cactées et des Crassulacées épaisses diffère assez de l'air extérieur. Les résultats suivants proviennent de six expériences d'extraction de gaz faites en juin et juillet 1891, à 9 heures du matin :

Noms des plantes.	Composition du gaz extrait.	
<i>Crassula arborescens</i> (1).....	$\left\{ \begin{array}{l} \text{CO}^2 = 4,50 \\ \text{O} = 26,45 \\ \text{Az} = 72,03 \end{array} \right\}$	Vive lumière avant 9 heures.
<i>Id.</i>	$\left\{ \begin{array}{l} \text{CO}^2 = 0,22 \\ \text{O} = 22,78 \\ \text{Az} = 77,00 \end{array} \right\}$	Ciel couvert.
<i>Sedum dendroideum</i>	$\left\{ \begin{array}{l} \text{CO}^2 = 0,85 \\ \text{O} = 18,35 \\ \text{Az} = 80,80 \end{array} \right\}$	Vive lumière.

(1) Les Crassulacées étaient totalement injectées d'eau dès la troisième opération de vide et de rentrée d'air dans le récipient.

Noms des plantes.	Composition du gaz extrait.	
<i>Phyllocactus grandiflorus</i>	$\left\{ \begin{array}{l} \text{CO}^2 = 0,41 \\ \text{O} = 25,33 \\ \text{Az} = 74,26 \end{array} \right\}$	Vive lumière.
<i>Opuntia tomentosa</i>	$\left\{ \begin{array}{l} \text{CO}^2 = 0,67 \\ \text{O} = 24,02 \\ \text{Az} = 75,31 \end{array} \right\}$	Id.
<i>Opuntia dejecta</i>	$\left\{ \begin{array}{l} \text{CO}^2 = 0,47 \\ \text{O} = 25,63 \\ \text{Az} = 73,90 \end{array} \right\}$	Id.

Dans quatre expériences sur six, la proportion d'oxygène a été comprise entre 24 et 26,5 p. 100; cette proportion a été moindre pour le *Crassula arborescens*, le jour où le ciel était couvert le matin (7 juillet). C'est qu'en effet la lumière était trop faible pour provoquer une active décomposition des acides organiques formés pendant la nuit.

Ainsi, malgré l'imperfection du procédé que je viens de décrire pour extraire le gaz interne des Cactées et des Crassulacées épaisses, je puis conclure que :

L'atmosphère interne des Cactées et des Crassulacées épaisses diffère notablement de l'air extérieur par sa composition centésimale.

Le volume de cette atmosphère interne est-il bien considérable ? Pour l'évaluer d'une manière approchée seulement, j'ai cherché l'augmentation de poids éprouvée par des feuilles de *Crassula* et des jeunes raquettes d'*Opuntia* injectées d'eau distillée par le procédé décrit plus haut, et j'ai rapporté à 1 gramme de poids frais cette augmentation, en admettant que toutes les lacunes ont été remplies d'eau et que le volume de la plante n'a pas changé. Dans une première expérience, une feuille de *Crassula arborescens* dont le poids frais était 3^{gr},354 a subi, après injection, une augmentation de poids de 1^{gr},232; le volume total de son atmosphère interne était donc, par suite des conventions précédentes, de 1 centimètre cube 232; pour 1 gramme de poids frais, l'atmosphère interne était de 0^{cmc},367.

Pour une autre feuille de *Crassula arborescens*, l'atmosphère interne rapportée à 1 gramme de poids frais a atteint 0^{cmc},323.

Pour une grosse raquette, jeune encore, d'*Opuntia maxima*, ce volume a été de $0^{\text{cmc}},245$.

L'atmosphère interne des plantés charnues atteint donc le quart, le tiers, et quelquefois plus, de leur volume total, et la composition de cette atmosphère est différente de celle de l'air extérieur. Il est donc indispensable de procéder avec soin au brassage du gaz renfermé dans l'appareil à respiration, avant d'y faire une prise quelconque, bien que ce brassage ne soit qu'imparfait.

Il semble qu'en présence de telles incertitudes sur la véritable composition des mélanges gazeux, les conclusions que je serai conduit à formuler au sujet de la respiration et de l'assimilation des plantes grasses ne présentent pas de garanties suffisantes pour être acceptées sans hésitation.

Je répondrai à cette objection toute naturelle que, dans toutes mes expériences, j'ai pris soin de placer les végétaux dans un volume d'air de dix à vingt fois supérieur au leur en général.

Je puis calculer à peu près, d'ailleurs, l'erreur commise dans l'appréciation de la composition de l'air.

Un gramme de poids frais de *Crassula arborescens* renferme, d'après l'une de mes expériences, un volume d'air égal à $0^{\text{cmc}},323$ qui contient, à la proportion de 79,2 p. 100 dans l'air, un volume d'azote égal à $0^{\text{cmc}},323 \times 0,792 = 0^{\text{cmc}},256$. Je suppose que, d'après une analyse faite le 6 juillet 1891, l'atmosphère interne de la plante renferme, à neuf heures du matin, au début d'une expérience, 28 p. 100 d'oxygène et d'acide carbonique, soit $100 - 28 = 72$ p. 100 d'azote; $0^{\text{cmc}},323$ renferment seulement : $0^{\text{cmc}},323 \times 0,72 = 0^{\text{cmc}},233$ d'azote.

Je fais une erreur de $0^{\text{cmc}},256 - 0^{\text{cmc}},233 = 0^{\text{cmc}},023$ pour l'azote et par gramme de poids frais de la plante, en admettant que je n'ai fait aucun brassage préalable, prenant comme composition totale de l'air confiné dans l'appareil la composition de l'air extérieur. Mais la plante est placée dans un volume d'air de dix à vingt fois supérieur au sien; l'erreur est donc diminuée dans la même proportion; c'est-à-dire qu'elle varie entre $\frac{0^{\text{cmc}},023}{10}$ et $\frac{0^{\text{cmc}},023}{20}$, soit entre $2^{\text{mmc}},3$ et $1^{\text{mmc}},15$

pour un volume d'air de 10 à 20 centimètres cubes, c'est-à-dire de $\frac{23}{79\ 200}$ à $\frac{115}{792\ 000}$ ou de $\frac{1}{3\ 440}$ à $\frac{1}{6\ 880}$ par rapport à l'azote total. Cette erreur est donc négligeable.

Ainsi malgré les imperfections que j'ai pris soin de signaler, et qui sont toutes inhérentes à un procédé expérimental quelconque, mes résultats présentent une précision suffisante pour que les conclusions auxquelles ils donneront lieu aient une réelle valeur scientifique.

D'ailleurs on remarquera plus loin que l'étude de la respiration d'une même espèce de plante grasse (Crassulacées) a donné, dans des conditions identiques et avec des organes divers, des valeurs du rapport $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ tellement voisines que ce rapport peut être considéré comme constant dans ces conditions nettement définies.

Nature des gaz émis et absorbés dans la respiration des plantes grasses à l'obscurité. — MM. Bonnier et Mangin ont montré que les plantes ordinaires absorbent de l'oxygène et dégagent de l'acide carbonique à l'obscurité, sans modifier la quantité d'azote de l'atmosphère où elles sont plongées. La quantité d'oxygène absorbée différant généralement de la quantité d'acide carbonique dégagée, la proportion pour 100 d'azote varie dans le cours d'une expérience sans qu'il y ait pour cela un changement effectif dans le volume d'azote confiné. Aussi les deux savants physiologistes ont-ils tenu compte de la constance de l'azote pour y ramener les proportions d'oxygène et d'acide carbonique échangées par les plantes avec l'air ambiant, dans chacune de leurs expériences.

Suis-je en droit de procéder ainsi avec les plantes grasses? En un mot, *les plantes grasses émettent-elles de l'azote?* J'ai parlé plus haut, dans l'historique de la question, des recherches méticuleuses faites par Boussingault à ce sujet. Parmi les expériences que j'ai réalisées avec les Cactées (pour lesquelles surtout il importe d'envisager la question), j'en citerai une seulement, du 18 novembre 1891.

Une jeune raquette d'*Opuntia maxima* D pesant 14^{gr},009 fut placée dans une éprouvette B, pleine d'eau distillée récemment bouillie, laquelle s'engageait dans une éprouvette à pied A contenant une petite couche de mercure C et une certaine quantité d'eau distillée. Je fis le vide dans l'appareil qui communiquait avec une pompe d'Alvergniat P par un tube *t*, à robinet *r*, traversant le bouchon E de l'éprouvette A (Le bouchon E était recouvert d'une épaisse couche de gélatine glycinée).

Le vide fut approché à 25 millimètres de mercure et maintenu jusqu'à ce que les bulles gazeuses, s'échappant de la raquette et de l'eau, eussent cessé de se dégager. Je laissai rentrer

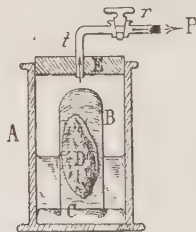


Fig. 11. — A, Éprouvette à pied renfermant de l'eau distillée et en C une couche de mercure; B, éprouvette pleine d'eau distillée avec une raquette de Cactée D; E, bouchon de liège recouvert de gélatine glycinée et traversé par un tube *t* avec robinet *r*. Le tube *t* met en communication l'éprouvette A avec une pompe d'Alvergniat P.

de l'air dans l'éprouvette A de manière à injecter partiellement d'eau la raquette D. Je fis le vide à nouveau et rétablis la pression ainsi, six fois de suite, jusqu'à ce que la raquette n'émit plus de bulles gazeuses d'une manière appréciable. J'enlevai le gaz extrait de la raquette et j'exposai celle-ci, dans l'appareil même, totalement plongée dans l'eau qui remplissait l'éprouvette B, à la lumière solaire directe pendant quatre heures (de 11 heures du matin à 3 heures du soir). Quelques bulles gazeuses s'accumulèrent en haut de l'éprouvette B, et je refis la même opération que le matin, de manière à recueillir à peu près tout le gaz qui avait pu se former dans la raquette pendant son insolation. J'obtins ainsi 0^{cmc},75 environ d'un gaz ayant pour composition centésimale :

$$\text{CO}_2 = 2.33$$

$$\text{O} = 73.60$$

$$\text{Az} = 23.87$$

Le gaz dégagé renfermait de l'azote dont le volume dégagé par 1 gramme de poids frais était égal à :

$$\frac{0^{\text{cmc}},75 \times 23.87}{100 \times 14.009} = 0^{\text{cmc}},0128, \text{ ou } 13 \text{ millim. cubes environ.}$$

Le volume de l'atmosphère interne de la raquette, déterminé par son augmentation de poids dans l'eau dont elle a été injectée, a été trouvé de 424 millimètres cubes par gramme de poids frais.

En faisant le vide à 25 millimètres près, il est resté dans la raquette, par gramme de poids frais, 1 volume d'air égal à

$$\frac{424^{\text{mmc}}, \times 25}{760} = 13^{\text{mmc}},8 \text{ contenant}$$

$$13^{\text{mmc}},8 \times 0.792 = 10^{\text{mmc}},9 \text{ d'azote.}$$

Ainsi la quantité d'azote dégagée dans l'eau par la raquette ($12^{\text{mmc}},8$) est comparable à celle ($10^{\text{mmc}},9$) qui a pu rester dans cette raquette par suite du vide incomplet.

J'ai obtenu, dans plusieurs cas comme celui-ci, un léger excès d'azote dégagé; mais la proportion en excès me paraît devoir être attribuée à la solubilité de ce gaz dans le suc cellulaire.

Il résulte de ce qui précède que :

Les Cactées ne dégagent pas d'azote provenant de la décomposition de leur substance. L'azote qu'elles émettent en même temps que l'oxygène dans leurs échanges gazeux à la lumière, est en quelque sorte drainé par l'oxygène dont la tension devient très forte dans l'atmosphère interne de ces plantes.

A l'obscurité, ce drainage est très faible ou même nul, puisque les Cactées puisent de l'oxygène au dehors sans émission bien considérable d'acide carbonique.

En résumé :

1° L'atmosphère interne des plantes grasses diffère assez de l'air extérieur, non par la nature des gaz qui la composent, mais par les proportions relatives de ces gaz.

2° Les plantes grasses ne dégagent pas d'azote provenant de la décomposition de leur substance propre.

3° Le brassage réalisé au début et à la fin de chaque expérience est suffisant pour que les données de l'analyse puissent être considérées comme satisfaisantes.

Ces trois points acquis, chaque expérience donne lieu à deux analyses par lesquelles on détermine les compositions centésimales des gaz au début et à la fin de l'expérience. Comme généralement la proportion pour 100 d'azote n'est pas la même dans les deux cas, je ramène toujours les volumes d'oxygène absorbé et d'acide carbonique dégagé au volume d'azote contenu dans le gaz initial, admettant, ainsi qu'il résulte des considérations précédentes, que le volume d'azote n'a pas changé.

Soient V_o et V_c les volumes d'oxygène et d'acide carbonique contenus dans le gaz initial ; V_o' et V_c' les volumes des mêmes gaz contenus dans l'atmosphère finale rapportés au volume d'azote du début : La différence $V_o - V_o'$ donne la quantité d'oxygène absorbé et $V_c' - V_c$ indique celle d'acide carbonique dégagé par la plante.

$\frac{V_c' - V_c}{V_o - V_o'}$ est la valeur du rapport $\frac{CO^2}{O}$ de l'acide carbonique dégagé à l'oxygène absorbé par le végétal pendant la durée de l'expérience.

J'ai noté le temps pendant lequel la plante a été soumise à la respiration dans l'obscurité, la température, le poids frais de la plante et le volume de l'air dans lequel elle a été placée.

Par des calculs très simples, j'ai évalué à l'aide de ces nombres et exprimé *en millimètres cubes, les volumes d'oxygène absorbé et d'acide carbonique dégagé, en une heure, par 1 gramme de poids frais du végétal étudié.*

Exemple. — Une tige de *Sedum reflexum*, pesant 1^{gr},65, est placée à l'obscurité dans 34^{cmc},6 d'air, à la température de 23°, depuis 6 heures 25 du soir jusqu'à 8 heures 25 le lendemain matin.

L'analyse du gaz au début donne 20,79 d'oxygène et 79,21 d'azote. — A la fin de l'expérience, les divisions lues sur l'appareil à analyses sont :

Volume initial.....	481	} 28,1 de CO ² .
Volume après traitement par la potasse..	452,9	
— — — le pyrogall.		} 68,9 d'oxygène.
— — — de potasse.	384	

Les proportions pour 100 de ces gaz sont :

$$\frac{28,1}{4,81} = 5,84 \text{ pour CO}^2 \text{ et } \frac{68,9}{4,81} = 14,32 \text{ pour l'oxygène.}$$

La composition centésimale du gaz à la fin est :

$$\text{CO}^2 = 5,84 \quad \text{O} = 14,32 \quad \text{Az} = 79,84$$

Ramenant les proportions d'oxygène et de CO² à 79,21 d'azote, on a :

$$\text{CO}^2 = 5,79 \quad \text{O} = 14,21 \quad \text{Az} = 79,21$$

On en déduit :

$$\begin{array}{lcl} \text{CO}^2 \text{ dégagé} & = & 5,79 \\ \text{O absorbé} & = & 20,79 - 14,21 = 6,58 \end{array}$$

$$\text{Le rapport } \frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = \frac{5,79}{6,58} = 0,88.$$

Cherchons maintenant les volumes des deux gaz échangés par 1 gramme de poids frais de la plante en une heure. La marche à suivre étant la même pour chacun d'eux, je l'indiquerai pour l'acide carbonique seulement.

La quantité d'acide carbonique contenue dans 1 centimètre cube d'air à la fin de l'expérience est 0^{cmc},0579; 34^{cmc},6 en renferment : 0^{cmc},0579 × 34,6, volume d'acide carbonique dégagé par 1^{gr},65 de la plante en quatorze heures.

En une heure, 1 gramme de poids frais de la plante a dégagé :

$$\frac{0^{\text{cmc}},0579 \times 34,6}{1,65 \times 14} = 0^{\text{cmc}},087 \text{ ou } 87 \text{ millim. cub. de CO}^2.$$

Le volume d'oxygène absorbé dans les mêmes conditions est de $\frac{87}{0,88} = 99$ millimètres cubes.

§ 4. — RÉSULTATS NUMÉRIQUES DES EXPÉRIENCES SUR LA RESPIRATION
DES PLANTES GRASSES ET DE QUELQUES VÉGÉTAUX ORDINAIRES

MM. G. Bonnier et L. Mangin (1) ont étudié le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ des gaz échangés par les plantes ordinaires avec l'air extérieur à l'obscurité. Les conclusions de leurs importants travaux ne sont pas toutes applicables aux plantes grasses, en particulier la constance du rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$. J'ai eu pour objet de suivre les *variations* de ce même rapport qui, chez les plantes grasses, se manifestent pour une même espèce avec :

La respiration à l'obscurité, soit pendant le jour, soit pendant la nuit ;

L'âge et la carnosité de la plante ;

Les variations de température ;

La persistance de l'obscurité.

Des résultats obtenus peuvent être tirées des conclusions assez nombreuses et assez importantes. J'ai pensé que l'exposé de ces résultats sous forme de tableaux permettrait d'en faire mieux et plus vite le rapprochement.

Ces tableaux concernent un certain nombre d'espèces de Crassulacées et de Cactées, une Mésembryanthémée et, parmi des familles variées, quelques espèces, les unes grasses, les autres non charnues.

1) G. Bonnier et L. Mangin : *loc. cit.*

TABLEAU I. — Crassulacées et Mesembryanthémées.

NOMS des ESPÈCES.	NATURE de la PLANTE.	POIDS FRAIS en grammes.	VOLUME D'AIR confiné en cent. c.	DATE de l'expé- rience.	DURÉE.	TEMPÉRATURE.	Valeurs de $\frac{CO_2}{O}$ p. la respirat.		Volumen en mill. cub. pour 1 gr de poids frais en 4 heure.	
							de jour.	de nuit.	CO_2 dégagé.	O absorbé.
<i>Sedum reflexum.</i>	Jeunes tiges.....	0.9921	26.5	13 VII	9h40	26°	1	"	92.9	92.9
	Tiges fleuries.....	2.9890	54.5	Id.	9 00	26	0.97	"	425.0	428.8
	Grandes tiges.....	1.6500	34.6	3 VII	8 10	31	0.98	"	424.0	424.0
	Jeunes tiges.....	1.2450	30.8	7-8 VII	16 20	49	"	0.83	40.4	48.7
<i>Sedum carnaeum.</i>	Grandes tiges.....	1.6500	34.6	2-3 VII	13 50	23	"	0.88	87.0	99.0
	Tiges jeunes.....	1.6425	24.4	3 IV	6h40	14°	0.88	"	58.4	66.0
	Id.	2.2035	36.5	21 IV	9 30	18	0.95	"	67.3	70.6
	Tiges plus grandes.	1.4830	22.8	22 V	6 50	21	0.99	"	85.5	85.9
<i>Sedum Telephium.</i>	Id.	1.7570	25.8	1 ^{er} VI	8 30	25	1	"	110.7	110.7
	Id.	2.5070	38.9	2-3 VII	14 40	23	"	0.82	68.4	83.5
	Tige jeune.....	1.9190	52.5	23 VII	7h00	24°	0.95	"	68.3	71.7
	— adulte.....	4.6900	129.0	2 VII	8 45	31	1.01	"	206.8	204.7
<i>Sedum dendroideum.</i>	— jeune.....	2.6950	18.5	15-16 VII	12 30	18	"	0.60	36.7	61.3
	— adulte.....	4.6900	129.0	2-3 VII	13 50	23	"	0.76	77.9	102.1
	Tige feuillée.....	16.1400	111.5	2 IV	8h30	12°	1	"	19.0	19.0
	Id.	5 80	89.0	3-4 V	18 20	18	"	0.41	12.7	31.1
<i>Crassula arborescens.</i>	Rameau feuillé....	14.550	112.0	19 II	7h45	12°5	0.88	"	9.8	11.2
	Feuilles.....	6.828	46.0	19 III	3 35	13	0.87	"	44.4	46.6
	Rameau feuillé....	6.720	37.0	25 IV	8 10	14	0.89	"	19.4	21.7
	Id.	6.690	35.0	3 VII	8 45	31	0.88	"	57.1	65.1
<i>Mesembryanthemum deltoides.</i>	Id.	6.760	37.0	3-4 V	18 45	18	"	0.24	6.1	25.7
	Id.	6.690	37.0	2-3 VII	14 45	23	"	0.52	29.9	57.1
	Rameau feuillé....	4.979	44.5	23 III	9h30	8°	0.88	"	28.8	32.9
	Id.	4.760	34.0	19 IV	8 40	12	0.88	"	50.7	57.8
	Id.	4.616	21.3	6 VI	8 00	23	0.93	"	72.2	77.6
	Id.	3.290	35.5	3 VII	8 45	31	0.87	"	54.0	62.1
	Id.	3.290	35.5	2-3 VII	13 50	23	"	0.85	48.0	56.2

TABLEAU II. — Cactées.

NOMS des ESPÈCES.	NATURE de la PLANTE.	POIDS FRAIS en grammes.	VOLUME D'AIR confiné en cent. c.	DATE de l'expé- rience.	Durée.	TEMPÉRATURE.	Valeurs de $\frac{CO_2}{O}$		Volumen en mill. cub. pour 1 gr. de poids frais en 1 heure.	
							de jour.	de nuit.	CO_2 dégagé.	O absorbé.
<i>Pereskia aculeata.</i>	Jeune tige feuillée.	0.693	23.3	10 VI	9 ^h 25	20°	0.88	„	253.8	289.4
	Id.	1.054	30.9	23 VII	5 25	24	0.91	„	155.0	170.5
	Id.	0.804	26.5	29-30 IV	13 45	45	„	0.86	99.0	114.9
	Id.	1.524	43.2	2-3 VII	14 10	23	„	0.84	104.2	124.0
<i>Phyllocactus grandiflorus.</i>	Rameau jeune ...	3.333	45.0	23 VII	8 ^h 10	24°	0.96	„	62.1	64.5
	— âgé	6.302	49.5	10 VI	9 10	20	0.92	„	45.1	48.7
	— très âgé..	4.6515	46.2	29 V	7 10	20	0.78	„	50.3	64.4
	— jeune ...	4.075	50.0	3-4 V	17 20	18	„	0.63	20.4	32.4
	— adulte ...	18.255	181.0	29-30 IV	16 55	45	„	0.33	9.5	28.7
	— adulte ...	7.510	119.0	28-29 VI	17 20	22	„	0.33	19.2	57.7
	— très âgé..	17.840	198.0	3-4 V	17 00	18	„	0.09	2.55	27.2
	Raquette très jeune.	12.540	27.0	1 ^{er} VI	8 ^h 50	25°	0.73	„	19.7	26.8
<i>Opuntia tomentosa.</i>	—	8.335	87.0	3 VII	8 00	31	0.73	„	36.4	49.8
	— plus âgée.	14.135	78.3	23 VII	8 25	24	0.49	„	10.8	22.0
	— de 1 an...	18.835	104.0	6 IV	10 15	43	0.41	„	4.6	11.4
	— très jeune.	8.335	87.0	2-3 VII	14 10	23	„	0.047	2.1	44.8
	— plus âgée.	14.135	78.3	23-24 VII	15 10	20	„	0.00	0.0	23.7
	— âgée	18.835	98.0	5-6 IV	13 40	11	„	0.02	0.15	7.3
<i>Mamillaria Newmanniana.</i>	Plante de 3 ans....	4.635	18.0	3 VII	8 ^h 25	31°	0.79	„	21.55	27.4
	Id.	2.896	15.7	16-17 IV	12 50	12	„	0.47	4.8	10.3
	Id.	4.635	18.0	2-3 VII	14 20	23	„	0.00	0.	25.3

TABLEAU III. — Plantes diverses.

Noms des espèces.	Poids frais en gr.	Vol. d'air cm. c.	Temp.	Valeurs de $\frac{CO^2}{O}$		Vol. en mill. c. p. 1 gr. poids frais en 1 h.	
				jour.	nuit.	CO^2 dégagé.	O absorbé.
<i>Euphorbia mamillaris</i>	4.63	22.8	24°	1 04	»	64.6	62.0
Id.	5.78	41.0	18	»	0.34	16.1	47.1
<i>Kleinia articulata</i> (Composées) ..	10.102	39.0	24	0.99	»	29.5	29.7
Id.	10.102	39.0	18	»	0.18	2.7	14.9
<i>Aloe spinosa</i> (Liliacées)	16.575	36.5	24	0.82	»	25.6	31.0
<i>Rochea falcata</i> (Crassulacées) ..	8.915	40.0	23	0.92	»	24.7	26.7
<i>Mirabilis Jalapa</i> (Nyctaginées) ..	0.506	20.9	18	0.98	»	175.2	177.7
	0.971	22.5	20	0.98	»	153.2	156.3
	0.637	22.0	15	»	1.00	120.1	120.0
<i>Ricinus communis</i> (Euphorbiacées) ..	1.998	38.3	20	0.96	»	192.2	199.9
<i>Hedera Helix</i> (Araliacées)	1.011	38.0	20	0.93	»	235.6	252.1
<i>Triticum sativum</i> (Graminées)	0.583	31.5	13	0.98	»	285.2	290.9
Id.	0.520	46.0	8	1.03	»	186.2	179.0

Les tableaux I et II renferment onze colonnes où sont inscrites les indications relatives à chaque plante soumise à l'expérience : son poids frais, le volume de l'air qui l'entourait dans l'appareil à respiration, la température, etc.

Je n'ai pas mentionné les compositions initiale et finale de l'air, non plus que les résultats donnés par l'appareil à analyses, de peur de surcharger outre mesure les tableaux.

Dans la cinquième colonne, l'indication 13 VII par exemple, qui signifie 13 juillet, indique que la plante a été placée dans l'obscurité pendant le jour; l'indication 3-4 IV, qui signifie 3-4 avril, indique que l'expérience a été réalisée pendant la nuit du 3 au 4 avril.

Les valeurs du rapport $\frac{CO^2}{O}$, tirées de mes résultats non mentionnés ici, sont inscrites : dans la huitième colonne lorsque

l'expérience a été faite à l'obscurité pendant le jour; dans la neuvième, lorsque cette expérience a eu lieu la nuit. Enfin les dixième et onzième colonnes renferment les quantités, en millimètres cubes, des gaz échangés, en une heure, par 1 gramme de poids frais de la plante, avec l'air ambiant; quantités qui ont été calculées d'après un procédé exposé précédemment.

La comparaison de ces résultats peut être faite de deux manières :

1° Par l'étude des variations du rapport $\frac{CO^2}{O}$;

2° Par l'étude de l'intensité des échanges gazeux.

§ 2. — VARIATIONS DU RAPPORT $\frac{CO^2}{O}$

1° *Variations du rapport des gaz échangés, à l'obscurité, entre les plantes grasses et l'atmosphère soit pendant le jour, soit pendant la nuit.*

Des espèces grasses, appartenant à des familles très diverses, ont été, dans des conditions variées, soumises, dans une atmosphère confinée, à l'obscurité soit pendant le jour, soit pendant la nuit.

Quelles que soient ces espèces et ces conditions expérimentales, un fait général se dégage de mes observations :

Le rapport $\frac{CO^2}{O}$ des gaz échangés par la plante avec l'air extérieur est variable, suivant que l'expérience a été faite à l'obscurité de jour ou de nuit.

Examinons de plus près ce qui concerne chaque espèce prise séparément et désignons par J la valeur du rapport $\frac{CO^2}{O}$ pour la respiration pendant le jour et par N la valeur de ce même rapport pour la respiration pendant la nuit.

A. — *Crassulacées*,

Pour le *Sedum reflexum* on a :

J=1 sensiblement;

N=0,85 environ.

Le *Sedum carneum* est plus intéressant à observer; toutes ses tiges, prises à divers états de développement, ont été soumises à une température de plus en plus élevée avec celle de la saison où je les ai étudiées. J'ai obtenu pour J des valeurs successivement croissantes et se rapprochant constamment de l'unité, pour y parvenir au moment où l'activité vitale de la plante est maximum.

$$J \text{ a varié de } 0,88 \text{ à } 1 \qquad N = 0,82 \qquad J > N$$

Le *Sedum Telephium* se prête à la même observation :

$$J = 0,95 \text{ à } 1 \qquad N = 0,60 \text{ à } 0,76$$

Le *Sedum dendroideum* donne :

$$J = 1 \qquad N = 0,41$$

Les nombres fournis par le *Crassula arborescens* sont intéressants à consulter. La valeur J est très constante = 0,88. Quant à la valeur N, elle est, comme pour le *Sedum dendroideum* en particulier, notablement inférieure à J; elle a varié de 0,24 à 0,52.

$$J = 0,88 \qquad N \text{ variable de } 0,24 \text{ à } 0,52$$

Il me paraît important de faire remarquer que ces deux dernières espèces ont des feuilles très charnues et qu'elles peuvent être considérées comme des plus grasses parmi les Crassulacées.

Ainsi, pour les Crassulacées, le rapport $\frac{CO_2}{O}$ est au plus égal à l'unité et les valeurs pendant la nuit en sont toujours plus petites que les valeurs pendant le jour.

B. — *Mesembryanthémées*.

Pareille constatation a été faite pour plusieurs espèces de cette famille (*Mesembryanthemum cristallinum*, *M. Cooperi*, etc.).

Le *Mesembryanthemum deltoides* donne :

$$J = 0,87 \text{ à } 0,93 \qquad N = 0,85$$

C. — *Cactées.*

Cette famille est, au point de vue qui m'occupe ici, la plus intéressante à étudier, car elle offre des espèces très variées de forme et de dimensions.

Le *Pereskia aculeata*, à rameaux grêles portant des feuilles minces et bien étalées, donne des valeurs peu différentes du rapport $\frac{CO^2}{O}$

$$J = 0,89 \text{ en moyenne} \quad N = 0,85 \quad J > N$$

La différence $J - N$ devient beaucoup plus sensible chez le *Phyllocactus grandiflorus* dont les rameaux étalés sont plus épais déjà que les feuilles du *Pereskia*.

$$J \text{ varie de } 0,96 \text{ à } 0,78 \quad N \text{ varie de } 0,63 \text{ à } 0,09$$

Les valeurs les plus faibles, dans les deux cas, se rapportent à des tiges âgées. Je reviendrai plus loin sur cette observation.

Avec les *Opuntia* apparaissent les Cactées en général constituées par des raquettes plus ou moins épaisses. Je n'ai reproduit, dans le tableau II que les résultats donnés par une seule espèce, l'*Opuntia tomentosa*; mes observations ont porté sur des raquettes les unes très jeunes, les autres âgées.

$$J \text{ a varié de } 0,73 \text{ à } 0,41 \quad \text{---} \quad N \text{ a varié de } 0,05 \text{ à } 0$$

L'*Opuntia maxima*, dans deux de mes analyses, a donné :

$$J = 0,90 \quad N = 0,035$$

Avec l'*Opuntia cylindrica*, J a varié de 0,88 à 0,30 et $N = 0,06$ dans une expérience de respiration pendant la nuit du 5 au 6 avril.

L'*Opuntia monacantha* est l'une des espèces dont les raquettes sont les plus larges et les moins épaisses :

$$J \text{ a varié de } 1 \text{ à } 0,77 \quad \text{---} \quad N \text{ a varié de } 0,50 \text{ (en avr.)}, \text{ à } 0,02 \text{ (en juin et juil.)}.$$

Une Cactée sphérique, le *Mamillaria Newmanniana*, a donné :

$$\text{pour } J: 0,79 \quad \text{pour } N: 0,47 \text{ en avril, } 0 \text{ en juillet.}$$

Ainsi, les raquettes d'*Opuntia* plus ou moins épaisses et les Cactées en boule peuvent, lors de leur exposition à l'obscurité

de la nuit, ne pas dégager d'acide carbonique d'une manière sensible, puisque la valeur N du rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ est représentée par 0, 0,02, et 0,06.

Je crois que s'il était possible d'effectuer un brassage complet de l'air qui entoure la plante avec le gaz renfermé dans cette plante, on obtiendrait toujours des traces d'acide carbonique. Il m'est arrivé d'avoir à l'analyse, après le traitement à la potasse, une diminution de 2 ou 3 dixièmes de division pour 470 ou 480 divisions occupées par le volume gazeux soumis à l'analyse ; ces 2 ou 3 dixièmes étant dans les limites de l'erreur possible commise dans la lecture, j'ai admis qu'il n'y avait pas d'acide carbonique dans le gaz analysé.

D. — *Plantes grasses diverses.*

Les Euphorbiacées grasses se sont comportées comme les autres végétaux charnus ; toutefois la valeur J du rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ a été plus grande que l'unité [1,04 à 1,16 pour l'*Euphorbia millaris* ; 1,18 à 1,20 pour l'*Euphorbia rhipsaloides* dans plusieurs expériences]. La valeur N a été trouvée la même (0,32 à 0,34) pour les deux espèces étudiées encore jeunes.

Une Composée, le *Kleinia articulata*, dont j'ai placé la tige très renflée et encore dépourvue de feuilles à l'obscurité, a donné :

pour J : 0,99

pour N : 0,18.

Quant aux *plantes ordinaires*, elles m'ont fourni, dans quelques cas, des valeurs J et N du rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ à peu près identiques : 0,97 à 1 et très voisines de l'unité. Ce résultat est conforme à celui qu'ont énoncé MM. Bonnier et Mangin, à savoir que le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ est un nombre constant pour les plantes ordinaires.

Conclusion. — Les résultats qui viennent d'être rapidement exposés montrent que les plantes grasses, plongées dans l'obscurité, absorbent toujours plus d'oxygène qu'elles ne dégagent

d'acide carbonique. Contrairement aux conclusions, formulées d'ailleurs exactement par MM. Bonnier et Mangin pour les plantes ordinaires, le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ des gaz échangés entre une plante grasse et l'atmosphère qui l'entoure à l'obscurité, rapport plus petit que l'unité, présente pour chaque espèce grasse deux séries de valeurs, suivant que l'expérience a été faite pendant le jour ou pendant la nuit. La moyenne des valeurs de jour du rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ est plus grande que la moyenne des valeurs de nuit.

2° Variations du rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ avec l'âge et la carnosité de la plante :

a. Chez une même espèce. — La comparaison des valeurs J et N du rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ concernant une même espèce végétale grasse, nous a montré $J > N$ pour chacune des espèces considérées. Mais ces valeurs sont variables, pour la même espèce, avec le développement.

Ainsi tandis que pour le *Crassula arborescens* les divers rameaux que j'ai étudiés pendant le jour sont à peu près comparables comme âge et comme développement, et donnent pour J une valeur constante 0,88, le *Phyllocactus grandiflorus* a fourni les nombres suivants :

	J	N
Rameaux jeunes.....	0,96	0,63
— adultes.....	0,92	0,33
— très âgés.....	0,78	0,09

Les raquettes d'*Opuntia tomentosa* de divers âges ont donné pour J des valeurs successivement décroissantes de 0,73 à 0,41 à mesure que ces raquettes étaient plus avancées.

De même avec l'*Opuntia monacantha* :

	J	N
Raquettes de quelques jours.....	0,99	0,50 à 0,20
— — semaines...	0,90	0,17 à 0,02

De tous ces exemples il résulte que :

A mesure qu'une plante grasse avance en âge et acquiert,

par suite, une plus grande carnosité, le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ concernant la respiration à l'obscurité, présente des valeurs, soit de jour, soit de nuit, qui décroissent à mesure que la carnosité est plus accentuée.

b. Chez des espèces diverses. — Les variations qu'éprouvent, pour une même plante, les valeurs J et N du rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$, rendent assez difficile la comparaison de ces mêmes valeurs chez des plantes diverses. Pour être autorisé à tirer d'une semblable comparaison une conclusion indiscutable, il faudrait avoir réalisé avec chaque espèce un grand nombre d'expériences et prendre la moyenne arithmétique de toutes les valeurs J et de toutes les valeurs N obtenues. Je n'ai pas fait de recherches dans ce but spécial, l'importance de la déduction cherchée n'étant que secondaire. Aussi les moyennes indiquées ci-dessous pour chaque espèce végétale sont-elles les résultats d'un nombre insuffisant d'expériences dans quelques cas.

Noms des plantes.	Moyennes des valeurs du rapport $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ concernant la respirat. norm.		Différences J-N	Proportion d'eau
	du jour (J)	de la nuit (N)		rapportée à 1 gr.
				de poids sec. (Mes. de la carnosité).
<i>Mirabilis Jalapa</i>	0.98	0.98	0.00	11.6
<i>Pereskia aculeata</i>	0.89	0.85	0.04	11.9
<i>Mesembryanthemum</i> <i>deltoides</i>	0.90	0.85	0.05	17.3
<i>Sedum carneum</i>	0.95	0.82	0.13	18.5
— <i>reflexum</i>	0.98	0.85	0.13	13.4
— <i>Telephium</i> ..	0.98	0.68	0.30	12.2
<i>Crassula arborescens</i> .	0.88	0.38	0.50	20.8
<i>Phyllocactus grandi-</i> <i>florus</i>	0.89	0.38	0.51	15.6
<i>Opuntia cylindrica</i> ..	0.58	0.06	0.52	21.5
<i>Mamillaria Newman-</i> <i>niana</i> , jeune.....	0.79	0.23	0.56	»
<i>Opuntia tomentosa</i> ...	0.59	0.03	0.56	22.7
— <i>monacantha</i> ..	0.93	0.24	0.69	14.6
<i>Kleinia articulata</i>	0.99	0.18	0.81	»
<i>Opuntia maxima</i>	0.90	0.03	0.87	28.0

L'échelle des différences (J-N) des moyennes du rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$.

établie suivant leur valeur croissante, a déterminé un classement à peu près exact des plantes suivant l'ordre croissant de leur carnosité. Ainsi que le montre la comparaison des nombres de la quatrième et de la cinquième colonne, sur douze plantes dont la carnosité est mesurée par la richesse en eau indiquée dans la cinquième colonne, huit sont rangées dans le même ordre que dans la quatrième colonne : *Mirabilis Jalapa*, *Pereskia aculeata*, *Mesembryanthemum deltoïdes*, *Sedum carneum*, *Crassula arborescens*, *Opuntia cylindrica*, *Opuntia tomentosa*, *Opuntia maxima*.

Ainsi les variations du rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ chez les plantes grasses, ont une certaine relation avec la carnosité de ces végétaux; elles sont d'autant plus grandes que la carnosité est plus prononcée.

3° Influence de la température sur la valeur du rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$.

MM. Bonnier et Mangin ont montré que le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ des gaz échangés avec l'air ambiant, par une plante ordinaire, à l'obscurité, est indépendant de la température. En est-il de même pour les plantes grasses? La comparaison ne peut en être faite que sur les valeurs J ou sur les valeurs N d'une même plante, prise au même état de développement.

a. Valeurs J du rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ à diverses températures. — Toutes les expériences citées au tableau I, concernant le *Crassula arborescens*, sont relatives à des rameaux comparables. Pour quatre expériences réalisées à 12°, 13°, 14° et 32°, le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,88$.

J'ai porté un jour la température à 36°, le rapport a pris la valeur 1,44; mais la plante avait subi un commencement d'altération, car 1 gramme de poids frais du végétal a absorbé par heure, à 36°, 58 millimètres cubes d'oxygène, tandis qu'à 32° cette absorption a atteint 65 millimètres cubes.

Or on sait que pendant toute la durée de la respiration normale d'une plante, la quantité d'oxygène absorbé croît avec la température.

Les valeurs J, données par des tiges de développement comparable, ont été :

Pour le *Sedum carneum*, égales à 1 à 21° et 25°.

Pour le *Sedum reflexum*, de 0,97 à 1 aux températures 26° et 33°.

Pour le *Mesembryanthemum deltoides*, variables entre 0,87 et 0,93 aux températures de 8° à 33°.

En résumé,

La valeur du rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ pour la respiration pendant le jour est indépendante de la température, chez les *Crassulacées* et les *Mesembryanthémées* peu charnues.

Il ne paraît pas en être de même chez les *Cactées* qu'il m'a été plus difficile d'étudier au même point de vue, car sur les plantes dont je disposais, je n'ai pu trouver des raquettes d'une même espèce entièrement comparables, si ce n'est pour les jeunes rameaux feuillés de *Pereskia aculeata*.

Les valeurs J du rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ ont été pour *Pereskia aculeata* :

0,88 à 20° et 0,91 à 24°.

Cette difficulté dans la comparaison des résultats est manifestée par la divergence des nombres suivants :

A 20°, deux rameaux de *Phyllocactus grandiflorus*, dont les poids frais étaient 4^{gr},6515 et 6^{gr},302, ayant respiré à l'obscurité pendant huit heures, l'un le 28 mai et l'autre le 10 juin, à partir de la même heure, ont donné :

$$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,78 \text{ (28 mai); } \quad \frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,92 \text{ (10 juin).}$$

Cependant chez les *Cactées* très épaisses, les valeurs de jour du rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ croissent avec la température et se rapprochent de plus en plus de l'unité.

Ainsi les valeurs J du rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ ont été pour l'*Opuntia tomentosa* :

0,41 à la température de 13°; 0,49 à 24° 0,73 à 28° et 0,98 à 35°

Les quantités d'oxygène absorbées par 1 gramme de poids frais et par heure ont atteint à ces quatre températures :

11^{mmc},4 à 13°; 22^{mmc} à 24°; 26^{mmc},8 à 28° et 37^{mmc},2 à 35°.

La progression croissante de ces volumes gazeux absorbés indique que les raquettes n'ont pas souffert, même celle qui a supporté la température de 35°.

b. Valeurs N du rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ à diverses températures. — Si les valeurs J du rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ sont constantes chez les Crassulacées et les Mésembryanthémées peu charnues et variables tout au moins chez les Cactées très épaisses, aux diverses températures où s'accomplit la respiration normale, les valeurs N de ce même rapport sont variables chez toutes les plantes grasses à carnosité un peu accentuée.

En effet ces valeurs N ont été :

Pour le *Crassula arborescens* :

0,24 à 18° et 0,52 à 23°.

Pour deux jeunes raquettes d'*Opuntia monacantha* entièrement comparables (1^{er}, 372 et 1^{er}, 280) :

0,21 à 0,12° 0,50 à 15°

Conclusions :

1° Les variations de la température (dans les limites où ne cesse de s'exercer la respiration normale) ne modifient pas le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ des gaz échangés avec l'air, à l'obscurité et pendant le jour, par les plantes grasses à épiderme peu cutinisé et par les Cactées très minces, comme le *Pereskia aculeata*.

Chez ces plantes et dans ces conditions, le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ est voisin de l'unité ;

2° Les variations de la température influent sur le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ des gaz échangés avec l'air, à l'obscurité :

Pendant le jour, par les Cactées épaisses ;

Pendant la nuit, par toutes les plantes grasses.

Chez ces plantes et dans ces conditions, le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ est en général beaucoup plus petit que l'unité ;

3° Les variations du rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ avec la température sont d'autant plus grandes que les végétaux sont plus charnus ;

4° Le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$, dans tous les cas où il varie avec la température, *se rapproche de plus en plus de l'unité, à mesure que la température s'élève, mais sans jamais dépasser l'unité* ; c'est-à-dire que dans tous les cas envisagés ici, on a $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} \leq 1$.

MM. Dehérain et Moissan (1) dans un travail publié en 1874 disaient que :

« La quantité d'oxygène absorbé par les feuilles surpasse la quantité d'acide carbonique produit ; la différence est surtout sensible aux basses températures qui paraissent favoriser dans les plantes la formation de produits incomplètement oxydés, tels que les acides végétaux. »

Cette proposition, contestée par MM. Bonnier et Mangin pour les espèces végétales ordinaires, est applicable dans une certaine mesure aux plantes grasses que n'ont pas étudiées MM. Dehérain et Moissan.

D'accord avec ces deux savants sur la dépendance étroite du phénomène respiratoire avec la formation des acides végétaux, je ne saurais toutefois admettre, comme ils l'ont fait, que le

(1) Dehérain et Moissan : *Recherches sur la respiration des feuilles* (Annales des sc. nat., 5^e série, t. XIX, 1874.)

rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ puisse, dans la respiration normale, prendre des valeurs supérieures à l'unité.

Les courbes de la figure 12 ont pour objet de rendre plus saisissables les conclusions qui précèdent. Elles montrent, pour

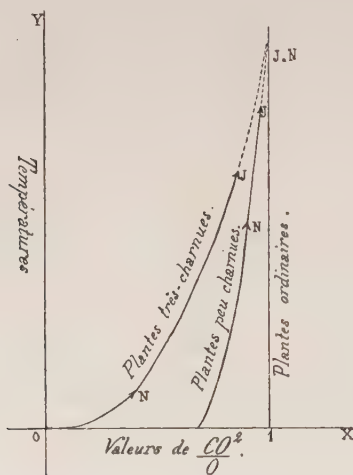


Fig. 12. — Courbes des variations du rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$: OX, axe des valeurs de $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$; OY, axe des températures. La courbe des plantes ordinaires est une droite, puisque $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ est constant avec la température et égal à l'unité; la courbe des plantes peu charnues tend vers l'unité avec l'élévation de la température; les valeurs J sont toujours plus voisines de 1 que les valeurs N; la courbe des plantes très charnues indique que $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ est quelquefois voisin de zéro pendant la nuit et se rapproche de l'unité avec l'élévation de la température; J est le plus souvent très différent de N pour ces plantes. $J > N$.

toutes les plantes grasses, quelle que soit leur carnosité, qu'avec l'augmentation de la température, le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ se rapproche toujours de l'unité et que les valeurs J de ce rapport sont supérieures aux valeurs N, dans tous les cas où l'on étudie la respiration des plantes grasses à l'obscurité.

4° Influence de l'obscurité prolongée sur la valeur du rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$.

M. Hugo de Vries a fait connaître que les acides organiques diminuent peu à peu chez les plantes grasses (Crassulacées) soumises à une obscurité prolongée. S'il y a véritablement corrélation entre la formation des acides végétaux et la respiration des plantes, l'obscurité prolongée doit avoir une influence sur la valeur du rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$. Une pareille étude nous fournira probablement l'explication des variations de ce rapport, variations qui pourraient paraître étranges, voire même capricieuses, si je m'en tenais aux indications qui précèdent.

J'ai déterminé les effets de l'obscurité prolongée sur les échanges gazeux d'une Crassulacée (*Crassula arborescens*) et de deux Cactées : l'une aplatie et d'assez faible carnosité (*Phyllocactus grandiflorus*), l'autre cylindrique et très charnue (*Opuntia cylindrica*).

a. *Crassula arborescens*. — Le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ a pris les valeurs : 0,24 à 18° et 0,52 à 23°, pour cette espèce placée seulement pendant une nuit à l'obscurité. Il aurait sans doute été plus faible à la température de 10°, température à laquelle j'ai réalisé l'expérience suivante :

Le 15 mars, à six heures du soir, un pied de *Crassula arborescens* a été soumis à l'obscurité prolongée, sous une épaisse coiffe de papier noir; le lendemain matin, j'en ai détaché un rameau que j'ai rapidement placé dans une éprouvette enveloppée de papier noir, sur la cuve à mercure. Une prise de gaz a été faite après brassage (le rameau n'a pas été un seul instant exposé à la lumière pendant cette manipulation). Le 16 mars au soir, j'ai fait l'analyse du gaz final; le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ a été trouvé égal à 0,90.

Une expérience semblable, réalisée avec un autre rameau détaché d'un pied *depuis cinq jours à l'obscurité*, m'a donné : $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 1$.

Ainsi, le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$, d'abord très inférieur à l'unité pour le

Crassula arborescens exposé à l'obscurité pendant la nuit, prend des valeurs successivement croissantes et se rapprochant de plus en plus de l'unité, lorsque cette espèce est soumise à une obscurité prolongée.

C'est pour une raison identique que les valeurs J du rapport $\frac{CO^2}{O}$ sont plus rapprochées de 1 que les valeurs N chez les Crassulacées; car une plante placée le matin à l'obscurité se trouve par le fait soumise à une obscurité prolongée, puisqu'elle sort à peine de l'obscurité de la nuit.

b. *Phyllocactus grandiflorus*. — J'ai procédé d'une autre manière avec cette espèce. Comme il est fort difficile de trouver, chez les Cactées, des parties de plantes parfaitement comparables, j'ai mis à profit la grande vitalité des Cactées en plaçant un même rameau pendant plusieurs jours à l'obscurité; de temps à autre, j'ai fait un brassage de l'air de l'éprouvette, puis une analyse de ce gaz.

Les résultats de cette expérience sont reproduits ici :

***Phyllocactus grandiflorus*.**

Poids frais : 7^{gr},54. — Vol. d'air initial : 449^{cmc}.

Jours et heures des prises de gaz.	Tem- pérature.	Valeurs de $\frac{CO^2}{O}$	Vol. en mill. c. p. 1 gr. de poids frais, en 1 heure, de		Proportion p. 100 d'oxygène dans l'air à cha- que prise de gaz.
			CO ² dégagé	O absorbé	
28 juin. 5 ^h 35 soir.	22°	»	»	»	20.36 (début)
29 — 10 55 mat.	22°	0.33	49.23	57.7	14.05
29 — 7 soir.	25°	0.56	32.53	57.9	14.04
30 — 9 25 mat.	24°	0.72	35.6	49.46	7.95
1 ^{er} juillet. 11 40 mat.	24°	0.85	40.6	47.9	0.44

Pour le *Phyllocactus*, comme pour le *Crassula arborescens*, le rapport $\frac{CO^2}{O}$ se rapproche de l'unité de plus en plus, à mesure que l'obscurité dure depuis plus longtemps.

On ne peut invoquer ici, comme raison de cette variation : ni l'influence de la température qui s'est peu modifiée, ni l'appauvrissement de l'air en oxygène puisque le volume d'oxygène

absorbé a très peu diminué comparativement à la proportion pour 100 de ce gaz dans l'air; ni l'asphyxie ou la fermentation de la plante, puisque la quantité d'acide carbonique dégagé a augmenté très régulièrement. Et d'ailleurs, la meilleure preuve que la plante n'est même pas entrée dans la période de résistance à l'asphyxie, c'est que, exposée à partir de 11^h40 du matin, le 1^{er} juillet, dans la même éprouvette sans aucun changement, à la lumière solaire, elle avait porté à 13 p. 100 la quantité d'oxygène dans l'air de l'éprouvette à 6 heures du soir.

c. *Opuntia cylindrica*. — J'ai opéré comme pour le *Phyllocactus*, et les résultats de cette expérience sont les suivants :

***Opuntia cylindrica*. — Poids : frais 89^{gr},36.**

Jours et heures des prises de gaz.	Tem- pérature.	Valeurs de $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$	Vol. en mill. c. p. 1 gr. de poids frais, en 1 heure, de		Proportion p. 100 d'oxygène dans l'air à cha- que prise de gaz.
			CO ² dégagé	O absorbé	
8 avril. 10 ^h 50 mat.	12°	»	»	»	20.72 (début.)
8 — 6 15 soir.	12°	0.42	1.7	4.1	18.29
9 — 8 55 mat.	10°	0.42	1.43	3.42	14.55
9 — 5 40 soir.	12°	0.46	1.7	3.7	11.41
10 — 7 20 mat.	10°	0.43	1.46	3.44	8.16
12 — 8 30 mat.	8°	0.44	1.05	2.37	2.54
13 — 9 30 mat.	10°	0.70	1.48	2.13	0.00

Le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ concernant l'*Opuntia cylindrica* est demeuré constant pendant quatre jours, bien que la proportion d'oxygène p. 100 eût varié de 20,72 à 2,54; et c'est seulement lorsque l'air extérieur ne renferme plus que des traces d'oxygène, que ce rapport s'élève et se rapproche de l'unité. Pendant tout ce temps, la quantité d'oxygène absorbé diminuant peu à peu et régulièrement, la quantité d'acide carbonique dégagé a subi de faibles oscillations avec la température, pour n'augmenter qu'au moment où la plante allait être dépourvue d'oxygène.

A ce dernier moment la plante a-t-elle commencé à subir l'asphyxie? Pour le vérifier, j'ai placé l'éprouvette et la plante à la lumière sans rien modifier de l'atmosphère intérieure. Le ciel

était faiblement couvert le 13 avril et, le soir à 6 heures, la proportion d'oxygène dégagé par la plante était de 1,84 p. 100. Continuant à laisser la plante ainsi exposée alternativement à la lumière du jour et à l'obscurité de la nuit, j'ai trouvé le 17 avril 10,65 p. 100 d'oxygène dans l'air de l'éprouvette.

Une plante grasse soumise à l'action de l'obscurité prolongée, met donc en réserve un volume d'oxygène égal à la différence entre le volume total d'oxygène absorbé et celui que contient la totalité de l'acide carbonique dégagé; mais cette mise en réserve

s'atténue de plus en plus, puisque le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ se rapproche peu à peu de l'unité qu'il atteint lorsque l'atmosphère confinée ne renferme plus d'oxygène libre. A partir de ce moment la résistance à l'asphyxie, puis l'asphyxie elle-même, se manifestent et l'oxygène de réserve s'épuise, la plante s'affaiblit et meurt.

Sous quelle forme cet oxygène a-t-il été mis en réserve? Très probablement sous la forme d'acides organiques très oxygénés; mais cette question sera traitée plus loin avec tout le développement nécessaire et d'une manière très générale. Je me contenterai de citer ici la conclusion de l'étude relative à l'influence de l'obscurité persistante sur le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$.

Conclusion. — Les plantes grasses soumises à l'obscurité prolongée ne donnent pas lieu à la distinction de valeurs J et N du rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$. On a vu que ce rapport n'est variable entre des limites étendues que pour les plantes grasses très charnues. Or quand on soumet ces plantes à une obscurité prolongée, le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$, d'abord plus ou moins éloigné de l'unité et plus petit que 1, s'en rapproche peu à peu à mesure que croît le séjour à l'obscurité. Cette augmentation du rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$, rapide chez les *Crassulacées*, est d'autant plus lente chez les *Cactées* que leurs tissus sont plus épais.

§ 3. — INTENSITÉ DES ÉCHANGES GAZEUX.

Le rapport $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ des échanges gazeux des plantes grasses avec l'air extérieur est variable suivant que l'expérience a lieu à l'obscurité pendant le jour ou pendant la nuit; et ce rapport, plus petit que l'unité, est toujours plus petit la nuit que le jour, pour une même plante grasse et toutes conditions égales d'ailleurs.

De deux choses l'une :

Ou bien la quantité d'oxygène absorbé est plus grande la nuit que le jour;

Ou bien le volume d'acide carbonique dégagé est plus petit la nuit que le jour.

Cette question doit être résolue avant toute autre, pour permettre la comparaison des échanges gazeux des plantes.

1° *Intensité des échanges gazeux d'une plante donnée, à une même température, à l'obscurité pendant le jour et pendant la nuit.*

Quelques observations ont été faites avec des Crassulacées et des Cactées.

Sedum acre. — J'ai exposé à l'obscurité des tiges feuillées prises sur une même touffe de *Sedum acre*, les unes le 29 juin à la température de 26°, les autres dans la nuit du 29 au 30 juin à la température de 24° et j'ai obtenu :

Respiration pendant le jour :

$$\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,96 = \frac{69^{\text{mmc}},5}{72,3} = \frac{\text{acide carbonique dégagé}}{\text{oxygène absorbé}}.$$

Respiration pendant la nuit :

$$\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,84 = \frac{60^{\text{mmc}}}{71,35} = \frac{\text{acide carbonique dégagé}}{\text{oxygène absorbé}}.$$

Les volumes d'oxygène absorbés par heure et par gramme de poids frais sont sensiblement les mêmes (72,3 et 71,35); le

volume d'acide carbonique dégagé pendant la nuit est plus faible que celui qui a été émis pendant le jour ($60 < 69,5$).

Des expériences réalisées de la même manière sur le *Sedum carneum* et le *Sedum Telephium* ont abouti à de semblables résultats.

En opérant sur des Crassulacées plus épaisses, la différence sera probablement plus accusée puisque les variations du rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ sont plus considérables.

Crassula arborescens. — Deux expériences ont été faites, l'une pendant la journée du 25 avril à la température de 14° , l'autre pendant la nuit du 3 au 4 mai à la température de 18° .

Respiration pendant le jour :

$$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,89 = \frac{19^{\text{mmc}}, 4}{21}, \frac{4}{7} = \frac{\text{acide carbonique dégagé}}{\text{oxygène absorbé}}.$$

Respiration pendant la nuit :

$$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,24 = \frac{6^{\text{mmc}}, 10}{23}, \frac{10}{75} = \frac{\text{acide carbonique dégagé}}{\text{oxygène absorbé}}.$$

La quantité d'oxygène absorbée a été un peu plus faible pendant le jour, à cause de la température, inférieure de 4° à celle de l'expérience de nuit; la quantité d'acide carbonique dégagée pendant la nuit ($6^{\text{mmc}}, 1$) est bien plus faible que celle dégagée pendant le jour ($19,4$).

Phyllocactus grandiflorus. — Deux expériences, l'une du 10 juin à 20° , l'autre pendant la nuit du 28 au 29 juin à 22° , ont donné :

Respiration pendant le jour :

$$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,92 = \frac{45^{\text{mmc}}, 14}{48}, \frac{14}{75}.$$

Respiration pendant la nuit :

$$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,33 = \frac{19^{\text{mmc}}, 2}{57}, \frac{2}{7}.$$

Opuntia tomentosa. — De deux expériences faites, l'une le 6 avril à la température de 13° , l'autre dans la nuit du 16 au 17 avril à 12° , il résulte :

Respiration pendant le jour :

$$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,41 = \frac{4^{\text{mmc}},6}{11,4}$$

Respiration pendant la nuit :

$$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,037 = \frac{0^{\text{mmc}},4}{10,9}$$

Deux autres expériences faites avec la même raquette, l'une le 3 juillet, l'autre dans la nuit du 2 au 3 juillet, ont donné :

Respiration pendant le jour :

$$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,73 = \frac{36^{\text{mmc}},4}{49,8}$$

Respiration pendant la nuit :

$$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,047 = \frac{2^{\text{mmc}},4}{44,8}$$

Il résulte également d'observations faites avec la même raquette, l'une le 23 juillet à 24°, l'autre dans la nuit du 23 au 24 juillet à 20° :

Respiration pendant le jour :

$$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,49 = \frac{10^{\text{mmc}},8}{22,0}$$

Respiration pendant la nuit :

$$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0 = \frac{0}{23^{\text{mmc}},7} \quad (1)$$

Opuntia cylindrica. — Deux expériences, l'une du 6 avril à 13°, l'autre de la nuit du 5 au 6 avril à la température de 11°, m'ont donné :

Respiration pendant le jour :

$$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} = 0,30 = \frac{2^{\text{mmc}},04}{6,84}$$

(1) De Saussure dit que le *Cactus Opuntia* et d'autres plantes grasses, abandonnés la nuit en présence de l'eau de chaux, dans une éprouvette, ne troublent pas cette eau comme le font les plantes ordinaires. C'est inexact la plupart du temps; il y a trouble, mais moins abondant pour les Cactées que pour les Crassulacées elles-mêmes. J'ai fait une expérience de ce genre dans la nuit du 6 au 7 juillet 1891 avec une raquette d'*Opuntia dejecta* et une tige feuillée de *Crassula arborescens*; dans le premier cas, il y a eu trouble assez accusé et un peu de dépôt de carbonate de chaux sur le mercure qui fermait en bas l'éprouvette; dans le second cas, le précipité a été relativement abondant.

Respiration pendant la nuit :

$$\frac{\text{CO}_2}{\text{O}} = 0,06 = \frac{0^{\text{mmc}},3}{8,0}.$$

L'examen comparatif de tous ces résultats, pris deux à deux pour chacune des espèces végétales considérées, m'amène à conclure avec d'autant plus de certitude que les exemples sont plus nombreux :

Une plante grasse, soumise à la même température à l'obscurité, absorbe nuit et jour, pendant le même temps, un volume d'oxygène à peu près constant ; mais elle dégage pendant le jour une proportion d'acide carbonique plus grande que pendant la nuit. Cette différence entre les volumes d'acide carbonique dégagés est d'autant plus importante que les plantes sont plus charnues.

Pour comparer les échanges gazeux :

d'une même plante grasse à diverses températures,

de diverses espèces à une même température,

il faut donc porter l'attention, non sur les volumes d'acide carbonique dégagés puisqu'ils sont variables, mais sur les volumes d'oxygène absorbés qui sont à peu près constants.

2° *Influence de la température sur l'intensité des échanges gazeux.*

Après de Saussure et Garreau, M. de Fauconpret (1) a montré que les plantes ordinaires, respirant à l'obscurité, dégagent une quantité d'acide carbonique croissant avec la température, conformément à la fonction $Q = A + Ct^2$.

MM. Wolkoff et Mayer (2) ont constaté l'augmentation régulière de l'intensité respiratoire avec la température, en mesurant l'absorption d'oxygène. Ils exposaient, à cet effet, des plantes ou des portions de plantes dans une atmosphère confinée, en présence d'une dissolution de soude caustique qui

(1) Félix de Fauconpret : *Recherches sur la respiration des végétaux*. (Comptes rendus, 1864.)

(2) Wolkoff et Mayer : *Landwirthsch. Jahrb.* 1874. t. III. — Mayer : *Versuchstat.* 1876, t. XIX.

absorbait l'acide carbonique à mesure de sa formation. Ils déterminaient la quantité d'oxygène absorbée par la diminution de pression lue sur un manomètre.

MM. Richavi, Askenasy, Dchérain et Moissan, Bonnier et Mangin ont tous constaté l'augmentation de l'intensité respiratoire avec la température.

Les plantes grasses ne font pas exception, et j'ai pu le vérifier dans un grand nombre de cas, surtout en opérant sur des *échantillons comparables par leur développement*. J'ai déterminé le changement survenu, au bout d'un temps déterminé, dans la composition du gaz entourant ces plantes, et j'en ai déduit, conformément à un calcul précédemment indiqué, les volumes d'oxygène absorbés par 1 gramme de poids frais de ces plantes comparables, pendant une heure, à des températures diverses.

Ainsi deux rosettes de *Sempervivum tectorum* A et B ont absorbé par gramme de poids frais, en une heure, les volumes d'oxygène suivants :

	à 13°	à 26°	à 42°
A	24 ^{mmc} ,7	104 ^{mmc}	167 ^{mmc}
B	17 ,0	83	111

Des rameaux comparables de *Crassula arborescens* ont de même absorbé une quantité croissante d'oxygène avec la température :

à	12°,5	11 ^{mmc} ,2	d'oxygène.
à	13°	16 ,6	—
à	14°	21 ,7	—
à	23°	57 ,1	—
à	31°	65 ,1	—

Un jeune pied de trois ans de *Mamillaria Newmanniana* a également absorbé par gramme de poids frais en une heure :

à	10°	10 ^{mmc} ,3	d'oxygène.
à	23°	25 ,3	—
à	31°	27 ,4	—

Deux raquettes d'*Opuntia tomentosa* de quelques jours, et à peu près comparables, qui pesaient 12^{gr},540 et 8^{gr},335, ont ab-

sorbé par gramme de poids frais :

la 1 ^{re}	à	25°	26 ^{mmc} ,8	d'oxygène.
la 2 ^e	à	31°	49	,8 —

Il est à remarquer qu'aux températures voisines de zéro, les échanges gazeux des Cactées sont à peu près nuls.

Le *Cereus grandiflorus* a, le 5 janvier 1891, absorbé, à la température de 5° par gramme de poids frais en une heure : 4^{mmc},4 d'oxygène.

Le *Cereus lanuginosus*, le 29 décembre 1890, à la température de 9°, a absorbé 6^{mmc},7 d'oxygène.

Donc, les échanges gazeux des plantes grasses sont favorisés par l'élévation de température, comme cela se produit chez les végétaux ordinaires.

3° Influence de l'âge de la plante sur l'intensité respiratoire.

De Saussure avait déjà reconnu que l'intensité respiratoire d'une plante est d'autant plus grande que cette plante est plus jeune.

MM. Bonnier et Mangin ont longuement étudié la question chez les plantes ordinaires. Je n'ai fait que de rares observations du même genre chez les plantes grasses ; je ne pouvais observer en effet les variations de l'intensité respiratoire à une même température, chez une plante grasse donnée, depuis son éclosion d'une graine jusqu'à sa fructification, le développement de ces plantes étant extrêmement lent dans la plupart des cas.

Aussi me contenterai-je d'ajouter, pour les plantes grasses, quelques résultats à ceux qui sont connus jusqu'ici pour les plantes ordinaires.

Des tiges feuillées de *Sedum acre* ont été mises à l'obscurité dans des éprouvettes sur le mercure, aux dates et dans les conditions suivantes :

	Température :	Vol. d'O absorbés par 1 gr. de poids frais en 1 h. :
	degrés.	mill. cubes.
6 juin.	23	102,04
20 —	24	92,2
29 —	23	71,35

Ainsi, à mesure que les tiges grandissent, elles absorbent une moindre quantité d'oxygène à poids frais égal et dans le même temps.

Il en a été de même pour trois raquettes d'*Opuntia monacantha*, observées simultanément le 29 juin 1891 :

Poids frais des raquettes : gr.	Température : degrés.	Vol. d'O absorbés par 1 gr. de poids frais en 1 h : mill. cub.
2,05	26	95,5
11,222	26	58,7
17,236	26	41,2

Avec l'*Opuntia dejecta* :

Jeune raquette.	15°	23,0
Grande —	15°	17,4

Des résultats identiques m'ont été donnés par l'étude de la respiration des feuilles.

Le 17 mai 1890, j'ai soumis à l'obscurité dans les mêmes conditions, à la température de 20°, les diverses feuilles d'une même tige de *Sedum dendroideum*. Les feuilles sont désignées ci-après par leurs numéros d'ordre à partir du bourgeon terminal :

Feuilles.	Poids frais : gr.	Volum. d'O absorbés par 1 gr. de poids frais en 1 h. : mill. cub.
1	0,044	166,8
3	0,230	101,3
5	0,557	60,1
8	1,127	51,4
11	1,200	46,65

Les résultats d'une deuxième expérience faite encore avec les feuilles de *Sedum dendroideum*, le 22 mai 1890, sont les suivants :

Numéros d'ordre des feuilles.	Poids frais. gr.	Vol. d'O absorbés par 1 gr. de poids frais en 1 h. : mill. cub.
Bourgeon terminal.	0,0243	219,1
2	0,2225	92,7
4	0,5305	64,3
7	1,0905	46,9
10	1,1525	43,0

Avec le *Crassula arborescens*, dans une expérience qui a duré vingt-quatre heures, du 13 au 14 mai 1890, j'ai obtenu :

	gr.	oxygène absorbé : mill. cub.
Bourgeon terminal.	0,095	71,7
1 ^{er} verticille	0,613	39,3
2 ^e —	1,505	26,6
3 ^e —	2,661	11,5

De tous ces nombres il résulte que :

L'intensité respiratoire d'une même espèce végétale grasse est plus grande chez les individus jeunes que chez les adultes, à température égale.

REMARQUE. — Il est plus intéressant d'envisager l'influence simultanée de l'âge et de la température sur l'intensité respiratoire d'une espèce grasse donnée, puisque dans les conditions naturelles du développement des plantes, à mesure que la période végétative s'écoule, la température s'élève. J'ai pu déterminer dans ces conditions les échanges gazeux du *Sedum carneum*. En effet, pendant l'hiver de 1890-1891, un certain nombre de tiges rampantes de cette espèce végétale avaient pu être préservées du froid dans la serre de la Sorbonne; dès le réveil de la végétation, elles produisirent un grand nombre de rameaux feuillés dont j'ai fait respirer quelques-uns à l'obscurité, de temps à autre, pendant le printemps de l'année 1891.

Les résultats de mes observations ont été les suivants :

Sedum carneum

Nature de la plante.	Poids frais gr.	Date de l'expérience.	Temp.	Vol. d'O absorbés par 1 gr. de poids frais en 1 h. : mill. cub.
Tiges très jeunes.	1,6425	3 avril.	14°	66,0
— un peu plus âgées....	2,2035	21 —	18°	70,6
— —	1,4830	22 mai.	21°	85,9
Grandes tiges....	1,7570	1 ^{er} juin.	25°	110,7

Les volumes d'oxygène absorbés (par 1 gramme de poids frais de la plante en 1 heure) sont en progression croissante : résultat conforme à celui de MM. Bonnier et Mangin concernant les

plantes ordinaires, abstraction faite du maximum correspondant à la période germinative ou à celle d'éclosion des bourgeons, que je n'ai pas eu à considérer (1).

Je ne crois pas que cette progression existe chez les Cactées, bien que je n'aie pas fait de recherches à ce point de vue spécial; car ces plantes s'épaississent considérablement à mesure qu'elles grandissent et leur surface, par laquelle se produisent les échanges gazeux, s'accroît bien moins rapidement que leur volume.

§ IV. — COMPARAISON DE L'INTENSITÉ DE LA RESPIRATION CHEZ DIVERSES ESPÈCES VÉGÉTALES.

De Saussure a fait, le premier, quelques travaux sur la comparaison de l'intensité respiratoire chez diverses plantes.

« Les feuilles des plantes grasses, dit-il, consomment moins d'oxygène que la plupart des autres végétaux, car elles ont moins de points de contact avec l'air ambiant et un moins grand nombre de pores (stomates) à égalité de surface. Elles perdent infiniment peu de carbone. Les arbres qui perdent leurs feuilles pendant l'hiver, perdent en général le plus de carbone et consomment le plus d'oxygène. Les feuilles des arbres toujours verts consomment moins d'oxygène que celle des autres arbres. »

MM. Bonnier et Mangin ont confirmé ces indications par des expériences précises réalisées chez quelques végétaux arborescents : les uns à feuilles caduques (Lilas, Tilleul, Chêne, Marronnier), les autres à feuilles persistantes (Pin, Lierre, Houx).

J'ai pu faire de nombreuses observations, non plus chez les arbres, mais chez les plantes herbacées, ne choisissant que peu de plantes ordinaires comme termes de comparaison et m'intéressant bien plus à diverses catégories de plantes grasses.

Dans le tableau ci-joint, j'ai inscrit deux séries de résultats concernant les volumes d'oxygène absorbés par différents végétaux, à deux températures à peu près identiques : les unes *a* variant peu autour de 13°, les autres *b* très voisines de 20°.

(1) G. Bonnier et L. Mangin : *Recherches sur les variations de la respiration avec le développement des plantes*. (Annales des Sc. natur., 7^e série, t. II, p. 363.)

Intensité comparée de la Respiration chez div. espèces végétales.

Noms des plantes.	Tem- pératures.	Vol. d'O absorbés par 1 gr. de poids frais en 1 h. aux températures:		Tem- pératures.	Noms des plantes.
		<i>a</i>	<i>b</i>		
<i>Cereus macrogonus</i> .	12°	3.00	14.90	18°	<i>Kleinia articulata</i> .
<i>Mamillaria elephan-</i> <i>ticens</i>	12	5.60	23.70	20	<i>Opuntia tomentosa</i> .
<i>Opuntia cylindrica</i> ..	13	6.80	24.75	20	— <i>maxima</i> .
<i>Mamillaria Newman-</i> <i>niana</i>	12	10.34	25.30	23	<i>Mamillaria Newman-</i> <i>niana</i> .
<i>Opuntia intermedia</i> .	16	11.15	29.20	18	<i>Rhipsalis salicor-</i> <i>nioides</i> .
— <i>tomentosa</i> ..	13	11.40	31.10	18	<i>Sedum dendroi-</i> <i>deum</i> .
— <i>dejecta</i>	15	11.80	45.30	20	<i>Opuntia monacan-</i> <i>tha</i> .
<i>Aloe spinosa</i>	10	14.90	47.10	18	<i>Euphorbia mamilla-</i> <i>ris</i> .
<i>Opuntia maxima</i> ...	15	15.30	48.70	19	<i>Sedum reflexum</i> .
<i>Crassula arbores-</i> <i>cens</i>	13	16.60	57.00	20	<i>Phyllocactus gran-</i> <i>diflorus</i> .
<i>Sedum dendroideum</i>	12	19.00	57.10	23	<i>Crassula arbores-</i> <i>cens</i> .
<i>Phyllocactus grandi-</i> <i>florus</i>	15	28.70	63.10	18	<i>Picea excelsa</i> (âgé).
<i>Picea excelsa</i>	15	44.10	71.14	18	<i>Euphorbia rhipsa-</i> <i>loides</i> .
<i>Sedum album</i>	14	56.60	77.50	20	<i>Sedum album</i> .
<i>Mesembryanthemum</i> <i>deltoides</i>	12	57.80	77.60	23	<i>Mesembryanthemum</i> <i>deltoides</i> .
<i>Sedum carneum</i> ...	14	66.00	85.90	21	<i>Sedum carneum</i> .
— <i>acre</i>	14	72.45	93.70	21	— <i>acre</i> .
<i>Lupinus albus</i>	12	73.70	102.10	23	— <i>Telephium</i> .
<i>Galanthus nivalis</i> ...	13	77.60	145.10	18	<i>Faba vulgaris</i> .
<i>Tulipa europæa</i>	13	89.60	159.00	20	<i>Mirabilis Jalapa</i> .
<i>Faba vulgaris</i>	12	96.60	170.50	23	<i>Pereskia aculeata</i> .
<i>Pereskia aculeata</i> ...	15	114.90	200.00	21	<i>Ricinus communis</i> .
<i>Mirabilis Jalapa</i> ...	15	120.00	200.00	20	<i>Lupinus albus</i> .
<i>Triticum sativum</i> ...	13	291.00	252.00	20	<i>Picea excelsa</i> (jeune).
			252.15	20	<i>Hedera Helix</i> .
			352.00	24	<i>Calamintha Nepeta</i> .

Ces deux séries de plantes dans lesquelles les plantes grasses sont indiquées en caractères différents des végétaux ordinaires, montrent que les *Cactées* épaisses sont, de toutes les plantes,

celles qui respirent le moins activement, puis viennent les *Crassulacées*, les *Euphorbiacées* grasses, les *Conifères* et les *Mésembryanthémées* indistinctement, ainsi que les *Phyllocactus*, Cactées aux rameaux très aplatis ; enfin se rangent les plantes ordinaires et les feuilles jeunes d'une Cactée, *Pereskia aculeata*, qui sont les végétaux herbacés dont l'intensité respiratoire est la plus active.

A égalité de poids frais et dans le même temps, un jeune pied de *Blé* absorbe 100 fois plus d'oxygène que le gros *Cereus macrogonus* de forme cylindrique.

Il est bon de remarquer que les nombres correspondant ici aux Cactées sont très élevés proportionnellement à ceux que fourniraient les grandes Cactées à raquettes ou à tiges cylindriques ou sphériques très épaisses ; car je n'ai opéré que sur des raquettes âgées d'un an au plus, et la plupart du temps, sur des échantillons de quelques semaines ou de quelques mois, ayant poussé dans la serre.

Conclusions. — Il résulte des données qui précèdent que les plantes ont des échanges gazeux d'autant plus actifs que leur carnosité est moins prononcée. Les végétaux ordinaires respirent avec plus d'intensité que les plantes grasses.

Parmi les plantes grasses, les *Crassulacées* et les *Mésembryanthémées*, à cuticule mince, ont avec l'atmosphère des échanges gazeux supérieurs à ceux de la plupart des Cactées. Les *Euphorbiacées* grasses et les arbres à feuilles persistantes adultes sont à peu près intermédiaires, à ce point de vue, entre les *Crassulacées* et les Cactées.

Il est bien évident que la surface de contact d'une plante avec l'air extérieur est le premier facteur à invoquer pour expliquer la différence d'intensité des échanges gazeux chez les espèces végétales les plus variées. Il existe un autre facteur dont l'importance est grande aussi : je veux parler de la proportion d'eau que renferment les végétaux, et j'en vais montrer l'influence sur l'intensité de la respiration d'une plante.

INFLUENCE, SUR L'INTENSITÉ RESPIRATOIRE, DE LA PROPORTION D'EAU
QUE RENFERME UN MÊME ORGANE

Quand un pied de *Crassula arborescens* est placé dans un milieu trop sec, ses feuilles se rident, puis elles tombent sans cependant être d'abord altérées, parce qu'elles perdent plus d'eau par transpiration qu'elles n'en reçoivent de la plante. Il m'a paru intéressant de rechercher ce que deviennent les échanges gazeux dans les feuilles fraîchement tombées.

De même, les horticulteurs détachent des raquettes de Cactées et les laissent indépendantes parfois pendant six mois, en hiver surtout. Ces raquettes se dessèchent plus ou moins; quand on les pique ensuite dans une terre légèrement humide, elles reprennent peu à peu de l'eau grâce aux racines adventives qu'elles émettent soit par la section, soit par les cicatrices des petites feuilles tombées à l'origine. L'intensité des échanges gazeux est-elle notable chez ces raquettes fanées?

Crassula arborescens. — Le 7 février 1891, j'ai recueilli trois feuilles ridées, nouvellement détachées d'un pied de *Crassula arborescens*; leur poids était de 7^{gr},93. Trois autres feuilles fraîches avaient un poids de 10^{gr},46. Les premières, mises à l'étuve après l'expérience, ont accusé un poids sec de 0 gr. 44; les feuilles fraîches un poids sec de 0^{gr},4715.

En admettant que les feuilles ridées aient eu, lors de leur pleine activité vitale, la même proportion d'eau que les feuilles

$$\text{fraîches, leur poids frais eût été de } \frac{10^{\text{gr}},46 \times 0^{\text{gr}},44}{0,4715} \\ = 9^{\text{gr}},76.$$

Elles ont donc perdu 9^{gr},76 — 7^{gr},93 = 1^{gr},83 d'eau :
soit une proportion de leur poids égale à $\frac{1.83}{9.76} < \frac{1}{5}$

Les deux lots de feuilles ont été placés à l'obscurité, à la température de 9° dans l'air renfermant au début 20,64 d'oxygène.

Les conditions et les résultats de l'expérience sont les suivants :

Crassula arborescens.

	POIDS frais.	VOLUME ga- zeux.	DURÉE de l'expé- rience.	VALEUR de CO ₂ O	VOLUMES EN MILL. CUBES ET EN 1 HEURE			
					par gr. de poids frais		par gr. de poids sec	
					de CO ₂ dégagé.	d'O absorbé.	de CO ₂ dégagé.	d'O absorbé.
Feuilles ridées.	7.93	31.8	18 ^b 30	0.56	6.26	11.14	113	201
Feuilles fraî- ches ..	10.46	38.0	19 30	0.68	3.16	4.64	70	103

Le rapport $\frac{\text{CO}}{\text{O}}$ est plus petit pour les feuilles ridées que pour les feuilles fraîches. La comparaison la plus propre à nous éclairer sur l'intensité des échanges gazeux, est relative aux volumes d'oxygène absorbé et d'acide carbonique dégagé à poids sec égal. La quantité d'oxygène absorbée est deux fois plus grande pour les feuilles ridées que pour les feuilles fraîches, tandis que la quantité d'acide carbonique dégagée est seulement 1,6 fois plus forte pour les feuilles ridées que pour les fraîches.

Il semble que les feuilles tombées fabriquent des acides organiques propres à retenir plus longtemps dans leurs tissus l'eau qu'elles ne peuvent plus recevoir de la plante. Quoi qu'il en soit de cette interprétation, il résulte de l'expérience précédente que :

La turgescence des Crassulacées est un obstacle à leurs échanges gazeux avec le milieu extérieur.

La même conclusion est-elle applicable aux Cactées? Je l'ai recherché avec des raquettes d'*Opuntia monacantha*.

Le 22 mai 1891, une raquette d'*Opuntia monacantha* fut détachée, pesée, puis suspendue par un fil dans la serre, de manière à n'être pas en rapport avec le sol. Pesant 20 gr. 586 au début, elle avait perdu 7 gr. 79 le 27 juillet.

Je l'ai placée, à cette dernière date, à l'obscurité, dans une éprouvette sur le mercure. Elle a échangé avec l'air extérieur

par heure et par gramme de poids frais, à la température de 24° :

46^{mmc},2 d'acide carbonique dégagé et 60^{mmc} d'oxygène absorbé.

Les échanges gazeux ont été, pour deux autres raquettes fraîches développées de la même manière :

40 ^{mmc} ,4	de CO ² dégagé	et	45 ^{mmc} ,3	d'oxygène absorbé.	Température 20°.
43,	4	—	41	,2	— 26 .

Ainsi à des températures très voisines de 24°, les raquettes fraîches ont eu des échanges gazeux moins actifs que la raquette ridée; c'est surtout l'oxygène qui est absorbé en plus grande quantité, comme cela a été remarqué chez les feuilles ridées de *Crassula*.

Il résulte de ces observations que :

La turgescence des plantes grasses est un obstacle à leurs échanges gazeux avec l'air extérieur.

Lorsque les plantes grasses sont partiellement flétries par une transpiration trop active, elles absorbent plus d'oxygène et dégagent plus d'acide carbonique qu'à l'état frais. C'est surtout pour l'oxygène absorbé que cette différence est le plus sensible. Aussi le rapport $\frac{CO^2}{O}$ est plus petit, dans les mêmes conditions, pour les végétaux un peu fanés que pour les plantes fraîches.

Lorsqu'une portion quelconque de Cactée est abandonnée pendant l'hiver dans une serre, elle ne cesserait d'avoir, avec l'air extérieur, des échanges gazeux assez importants si la température était un peu élevée; mais comme, d'autre part, la transpiration serait activée, les horticulteurs ont soin de les soumettre à une température de 8 à 10° seulement. Le fragment détaché transpire peu, ses échanges gazeux sont très réduits; il peut ainsi résister pendant plusieurs mois.

Remarque. — La proportion d'eau renfermée dans une plante grasse est un obstacle à ses échanges gazeux, c'est-à-dire que son intensité respiratoire est amoindrie. Or les plantes les plus charnues doivent, d'après cela, avoir une faible respiration et les plantes peu riches en eau respireront le plus activement. Ce

sont précisément là des conclusions auxquelles j'ai été conduit, après de Saussure, par l'étude de la respiration comparée des végétaux.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES DE L'ÉTUDE SUR LA RESPIRATION DES PLANTES GRASSES A L'OBSCURITÉ; INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS.

Les résultats que l'étude de la respiration des plantes grasses m'a conduit à formuler peuvent se diviser en deux catégories :

Les uns conformes à ceux déjà énoncés pour les végétaux ordinaires;

Les autres qui en diffèrent d'une manière notable.

Les premiers résultats, applicables à la fois à tous les végétaux charnus ou non sont les suivants :

Les échanges gazeux dus à la respiration des plantes sont d'autant plus intenses que la température est plus élevée.

L'intensité respiratoire d'une plante ou d'un organe diminue avec l'âge de cette plante ou de cet organe.

L'activité respiratoire des plantes appartenant à diverses espèces végétales est d'autant plus grande qu'elles ont une moindre carnosité.

J'ai montré toutefois que l'intensité de la respiration d'une plante ne dépend pas seulement de l'étendue de sa surface à volume égal, mais encore de la proportion d'eau que cette plante renferme, en opérant sur deux espèces de végétaux charnus :

La turgescence des plantes grasses est un obstacle à leurs échanges gazeux avec l'air extérieur.

Les résultats particuliers aux plantes grasses sont les suivants :

1° Le rapport $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ des gaz échangés par la respiration, constant avec la température chez les plantes ordinaires, est variable avec la température chez les plantes grasses.

Très voisin de l'unité ou égal à 1 chez les végétaux ordinaires ce rapport en est plus ou moins éloigné chez les plantes grasses mais il se rapproche de 1 à mesure que la température s'élève.

2° Le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$, indépendant de l'heure à laquelle on étudie la respiration pour les plantes ordinaires, *varie chez les plantes grasses suivant que le végétal respire, à l'obscurité, pendant le jour ou pendant la nuit. La valeur nocturne de ce rapport est plus petite que sa valeur diurne.*

Quand une plante grasse est soumise à un séjour prolongé dans l'obscurité, le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} < 1$ se rapproche peu à peu de l'unité sans la dépasser, tant que la respiration est normale.

3° Le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ constant et voisin de l'unité pour chaque espèce végétale non charnue, *est variable pour une même espèce grasse avec sa carnosité; ce rapport est d'autant plus éloigné de l'unité, soit pour une même espèce, soit pour des espèces diverses, que la plante considérée est plus charnue.*

Tels sont les points principaux où il y a divergence entre les plantes grasses et les végétaux ordinaires. Il est bon de remarquer que, dans chacun de ces cas, soit qu'on observe le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ chez une même espèce dans diverses conditions expérimentales, soit qu'on l'étudie chez diverses espèces dans des conditions identiques, ce rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$, si variable qu'il soit, tend toujours vers l'unité :

1° Quand la température s'élève ;

2° Quand l'obscurité se prolonge ;

3° Quand la plante a une plus faible carnosité.

Ces conclusions peuvent être interprétées facilement quand on se base sur les connaissances acquises par les travaux de MM. Mayer, de Vries et par mes recherches personnelles sur la nature, la répartition et les variations des acides organiques chez les plantes grasses.

Les plantes grasses fabriquent des acides organiques très oxygénés (surtout l'acide isomalique et l'acide oxalique) pendant les premières heures de leur séjour à l'obscurité.

L'élévation de la température d'une part, la lumière d'autre part, déterminent la décomposition plus ou moins complète de ces acides.

Explication de la 1^{re} conclusion. — Pendant un séjour de quelques heures à l'obscurité, une plante grasse (Crassulacée ou Cactée) produit de l'acide malique. Or j'ai montré que la formation de cet acide, sans agir sur la proportion d'oxygène absorbé, est accompagnée d'une diminution du volume d'acide carbonique dégagé. Si donc une cause particulière comme la température entraîne la destruction de l'acide malique ou s'oppose à sa formation, elle portera son effet sur le volume d'acide carbonique dégagé. Plus la température sera élevée, plus grande sera la quantité d'acide carbonique dégagée par la plante.

Comme le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}} < 1$, à la température ordinaire, est plus ou moins éloigné de l'unité pendant les premières heures du séjour de la plante grasse à l'obscurité, par suite de la formation d'acide malique, *l'élévation de la température provoque le dégagement d'acide carbonique aux dépens de l'acide malique et le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ se rapproche de l'unité, sans la dépasser tant que dure la respiration normale.*

Interprétation de la 2^e et de la 3^e conclusions. — M. Hugo de Vries a remarqué qu'une plante grasse, maintenue *pendant plus d'une nuit à l'obscurité*, ne fabrique d'acides organiques que pendant les premières heures, et décompose ensuite assez lentement ces acides pour en renfermer encore une proportion notable au bout de quelques jours d'obscurité. Mes recherches ont confirmé cette déduction en la complétant pour les plantes très charnues qui acquièrent seulement leur proportion maximum d'acide malique au bout de un, deux, trois jours, et même plus, d'obscurité. Plus la plante est charnue et plus tard est atteint ce maximum.

Si donc on expose *le soir* une plante grasse dans l'air confiné, elle absorbe pendant l'obscurité de la nuit, et d'une manière

régulière, l'oxygène qu'elle fixe dans ses tissus à l'état d'acide malique, par exemple, sans dégager un volume correspondant d'acide carbonique. La plante assimile de l'oxygène. *Le rapport $\frac{CO^2}{O}$, à l'obscurité de la nuit, sera donc plus petit que 1 et d'autant plus faible que la plante est plus charnue*, puisqu'elle peut emmagasiner une plus forte proportion d'acide malique dans ses tissus.

D'autre part, on prend *dès l'aurore* une plante de moyenne carnosité qui a été soumise à l'obscurité de la nuit, ayant ainsi atteint le maximum de l'acide malique qu'elle peut former, et l'on expose cette plante de nouveau à l'obscurité pendant le jour. Non seulement *elle ne produira plus d'acide organique, mais elle décomposera une partie de celui qu'elle renferme. Continuant à absorber de l'oxygène, la plante n'en fera plus réserve, mais le restituera à l'atmosphère ambiante sous la forme d'acide carbonique*. Telle est la raison pour laquelle le rapport $\frac{CO^2}{O}$ est plus voisin de l'unité à l'obscurité pendant le jour, et plus grand que pendant la nuit.

On comprend de même pourquoi les plantes grasses très charnues, plongées pendant plusieurs jours dans l'obscurité, fournissent un rapport $\frac{CO^2}{O}$ qui, très faible dès le début, s'accroît peu à peu en se rapprochant de l'unité; car la proportion d'acides organiques met plusieurs jours à atteindre le maximum, mais la plus grande partie en est formée pendant les premiers jours et, dans la suite, la plante vit aux dépens de ces acides de réserve.

Les *plantes très charnues*, pouvant renfermer beaucoup d'acide organique, absorbent beaucoup d'oxygène et émettent peu ou pas d'acide carbonique à l'obscurité; c'est pourquoi *le rapport $\frac{CO^2}{O}$ est très éloigné de l'unité, et quelquefois égal à zéro, chez ces végétaux*.

Les nombreuses observations qui précèdent sur la respiration des plantes grasses et des végétaux ordinaires et l'analyse des résultats auxquels j'ai été conduit par cette étude me permettent d'en conclure la loi très générale qui suit, loi dont la figure 13 ci-jointe est la traduction.

Les plantes grasses forment une série de végétaux où tous

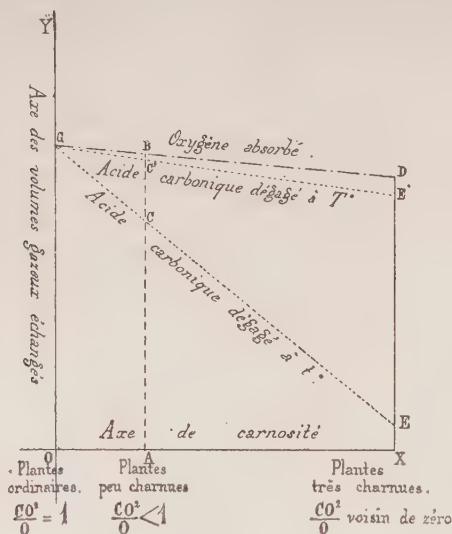


Fig. 13. — Représentation théorique des échanges gazeux respiratoires chez les végétaux. — OX, axe de carnosité; OY, axe des volumes de gaz (O et CO²) échangés par les plantes avec l'atmosphère; GD, courbe de l'oxygène absorbé: à droite, elle se rapproche de l'axe OX et montre que chez les plantes très charnues X, le volume d'oxygène absorbé est moindre que chez les végétaux ordinaires O; GE et GE' courbes des volumes d'acide carbonique dégagés aux températures t° et T°: la courbe à la température la plus élevée T° est relevée, se rapproche de la courbe de l'oxygène absorbé et montre que, par l'élévation de la température, le rapport $\frac{CO^2}{O} = \frac{EX}{DX}$, d'abord voisin de zéro pour les plantes très charnues, devient $\frac{EX}{DX}$ voisin de 1. Une plante peu charnue, en ACC'B par exemple, présenterait un cas intermédiaire.

les degrés de carnosité sont représentés. Les phénomènes respiratoires dont elles sont le siège sont identiques pour toutes, mais les échanges gazeux y sont réglés par la production plus ou moins abondante d'acides organiques.

Cette production d'acides organiques dépendant elle-même du développement du parenchyme (réduit au minimum chez les

plantes ordinaires), les plantes peu charnues et surtout les plantes ordinaires fabriquent très peu d'acides organiques; elles occupent l'une des extrémités de la série végétale et leurs phénomènes respiratoires sont régis par une loi ($\frac{CO^2}{O} = \text{constante}$), d'autant moins applicable aux diverses espèces de plantes grasses que ces espèces occupent, dans l'échelle de carnosité (OX, fig. 43) un rang plus éloigné des plantes ordinaires.

CHAPITRE II

Assimilation chlorophyllienne des plantes grasses; comparaison avec celle des végétaux ordinaires.

CONSIDÉRATIONS PRÉLIMINAIRES.

Th. de Saussure a montré que les Cactées dégagent de l'oxygène en quantité notable à la lumière. M. Mayer a constaté le même fait chez les Crassulacées, en faisant remarquer que ce dégagement se produit même dans une atmosphère dépourvue d'acide carbonique : ce que ne font pas les plantes ordinaires.

J'ai répété ces expériences en vérifiant le mode de dégagement de l'oxygène.

L'appareil employé consistait en une grande éprouvette à pied A (Pl. 8), aplatie latéralement et renfermant une épaisse raquette d'*Opuntia robusta*. Cette éprouvette était fermée par un bouchon de liège de 3 centimètres d'épaisseur traversé par les tiges de deux thermomètres T et T' et par trois tubes. L'un de ces tubes M' communiquait avec un manomètre M; le second DD' était en rapport avec un appareil EF bien connu et destiné à brasser le gaz intérieur; le troisième KL se rendait à un appareil spécial GHI destiné à puiser du gaz autour de la plante.

Afin d'éviter toute fuite dans l'éprouvette, j'ai coulé sur le bouchon de liège une couche, épaisse d'un centimètre, de mastic Golaz fondu, en ayant soin, pendant tout le temps de sa solidification, de chasser avec un brûleur les bulles d'air qui auraient pu y déterminer des vides et un manque d'homogénéité. Le bouchon ayant été suffisamment enfoncé dans l'éprouvette, il restait, après le coulage du mastic, une sorte de petite cuvette supérieure, profonde de 2 centimètres, que je remplis de mercure. Le mercure isolait la cire du contact de l'air et du double

courant d'eau amené ultérieurement sur l'éprouvette par deux tubes de caoutchouc P et P' d'un fort diamètre, en communication avec les conduites d'eau de la ville de Paris.

Les thermomètres, gradués en $\frac{1}{5}$ de degré, plongeaient : l'un T dans l'atmosphère de l'éprouvette ; l'autre T' à cuvette étroite et très allongée, dans la raquette, jusqu'à 6 centimètres de profondeur. Un autre thermomètre mobile faisait connaître, aussi souvent qu'on le désirait, la température de l'eau à la surface de l'éprouvette contre laquelle elle s'écoulait en nappe.

Le manomètre à air libre M indiquait la pression dans l'éprouvette. A l'aide de l'appareil EF, j'ai pu à volonté, par le robinet à trois voies R et les tubes D^{'''}, D^{iv}, D^{''}, D, D', mettre l'air de l'éprouvette en communication avec l'air extérieur ou l'en isoler, et brasser les gaz de la raquette et de l'atmosphère ambiante, avant d'en faire des prises avec l'appareil GHI.

Le brassage s'effectue ainsi : on tourne le robinet R de telle sorte que le tube DD^{''} soit isolé du tube D^{iv} D^{'''} et mis au contraire en communication avec le tube évasé E plein de mercure. Il suffit alors d'abaisser et d'élever alternativement le réservoir à mercure F pour aspirer en E une partie de l'air de l'éprouvette A et l'y refouler ensuite. J'ai pratiqué ce brassage quatre ou cinq fois avant de puiser du gaz avec l'appareil GHI.

Ce petit appareil a été imaginé pour puiser de faibles quantités de gaz dans l'éprouvette A, de manière à ne modifier qu'insensiblement la pression du gaz confiné autour de la plante. La quantité de gaz extraite par 10 prises successives m'a donné un volume moyen de 0^{cm} 4 pour chacune d'elles. (On peut avec quelque habitude ne prendre que $\frac{1}{4}$ à $\frac{1}{5}$ de centimètre cube.) Sous un volume aussi faible, il est encore possible d'analyser le gaz à l'aide de l'appareil de MM. Bonnier et Mangin.

L'appareil à prises consiste en une ampoule de verre H, de volume 4 centimètres cubes environ, prolongée en bas par un tube capillaire serré dans l'une des pinces du support S et réuni au réservoir à mercure I au moyen d'un tube de caoutchouc

épais. L'ampoule communique en haut avec un deuxième tube capillaire muni en r' d'un robinet. Ce tube, effilé à son extrémité supérieure en O, se termine au-dessous de la surface libre du mercure contenu dans une cuvette G. Une petite éprouvette N, remplie de mercure, coiffant le tube O, sert à recueillir le gaz. L'ampoule H présente sur le côté une tubulure, rodée à l'émeri, dans laquelle s'engage un tube capillaire coudé KL effilé en pointe à son extrémité libre, pourvu d'un robinet r et plongeant dans l'éprouvette A.

Pour se servir de cet appareil, la cuvette G et le réservoir I étant à peu près remplis de mercure, on ouvre les deux robinets r et r' et on soulève doucement le réservoir I. Aussitôt le tube KL rempli jusqu'à la pointe, on ferme le robinet r ; continuant à élever le réservoir, on remplit le tube supérieur O et on ferme le robinet r' . L'éprouvette N, pleine de mercure, est placée à ce moment dans la cuvette et l'appareil est prêt pour l'expérience.

C'est la première précaution à prendre une fois que l'appareil général a été installé.

Une prise de gaz est faite de la manière suivante. On abaisse le réservoir T au-dessous de l'extrémité L du tube KL et on ouvre le robinet r ; le gaz de l'éprouvette A refoule le mercure dans le siphon LKHI et pénètre dans l'ampoule H au sommet de laquelle il se rend. On ferme r aussitôt que quelques bulles se sont accumulées en H; on soulève I jusqu'au-dessus de la cuvette G et on ouvre le robinet r' . Le gaz recueilli en H est refoulé dans l'éprouvette N. On ferme r' , on ouvre r de manière à remplir de mercure le tube KL; on referme r ; le réservoir I est immobilisé sur le support s et l'appareil est prêt pour une prise de gaz ultérieure.

Résultats. — Le 14 juin 1891, j'ai disposé l'appareil avec toutes les précautions indiquées, après avoir placé dans l'éprouvette A une raquette fraîche d'*Opuntia robusta* de volume 247 centimètres cubes. Toute la nuit du 14 au 15 juin l'appareil fut en communication avec l'air extérieur par le robinet à trois voies R et les tubes D'DD''D'''D^{iv}. Pendant toute la journée du 15, après avoir isolé l'atmosphère interne de l'air extérieur,

j'ai fait des prises de gaz dans l'appareil à partir de 9 heures du matin. Le ciel demeura couvert tout le jour et les échanges gazeux furent peu importants.

***Opuntia robusta* 15 juin 1891.**

Heures des prises de gaz.	Pressions		Températures.		Composition du gaz intérieur.	
	barométriques dans l'appareil.				Az complément à 100.	
			T	T'	CO ²	O
9 ^h 00 mat.	763.2	764.7	16° 9	16° 9	0.21	17.68
10 07 —	»	767.2	16 9	17 3	0.27	18.60
11 15 —	»	767.7	17	17 6	0.29	18.60
1 20 soir.	762.9	771.9	11	17 9	0.04	18.76
2 03 —	762.7	771.9	17	17 5	0.12	19.06
4 37 —	761.7	773.2	17	17 5	0.43	19.19
7 30 —	761.2	770.2	16 5	16 7	0.25	19.14

Les nombres qui accusent la composition du gaz à tous les instants de la journée montrent que la proportion d'acide carbonique subit de faibles oscillations. Quant à la proportion d'oxygène, elle augmente d'une manière régulière depuis le début de l'expérience jusqu'au moment où, l'intensité de la lumière diffuse diminuant, cette proportion d'oxygène faiblit à son tour (1).

Les variations dans la proportion d'oxygène contenu dans l'air confiné ont été plus intéressantes à suivre le 13 mai, jour où une autre grande raquette d'*Opuntia robusta* fut exposée au soleil, caché de temps à autre par de gros nuages. Ramenées, comme plus haut, à la même proportion centésimale d'azote, les proportions d'oxygène et d'acide carbonique ont été les suivantes :

(1) J'avais projeté de me servir de l'appareil qui précède pour résoudre la question du dégagement de l'azote par les Cactées ; de là l'emploi des thermomètres, du manomètre et du courant d'eau extérieur. Mais je me suis heurté à de nombreuses difficultés. 1° Je n'étais pas certain que le volume de la raquette demeurât constant avec les variations de température qui s'y sont manifestées. 2° Même incertitude pour le volume de l'atmosphère interne de la raquette et au sujet de la température à adopter pour le gaz confiné : la raquette, l'air confiné et la surface de l'éprouvette accusant des températures T', T et t différentes parfois de plusieurs degrés.

Les corrections de dilatation devenaient ainsi bien hypothétiques.

Opuntia robusta. — 13 mai 1891.

Heures des prises de gaz.	Composition du gaz intérieur. Az complément à 100.		Nature de la lumière.
	CO ₂	O	
9 ^h 30 matin.	0.19	20.30	Ciel pur; rayons du soleil parvenant sur la plante.
10 25 —	0.00	20.09	Ciel pur.
10 55 —	0.00	20.72	Ciel pur, puis gros nuage cachant parfois la plante.
1 30 —	0.20	23.59	Rayons solaires perpendi- culaires à la raquette.
2 25 —	0.11	24.94	Soleil vif.
3 25 —	0.00	26.14	—
4 04 —	0.00	26.28	—
4 45 —	0.20	26.22	Un gros nuage a caché le soleil pendant dix mi- nutes.
5 40 —	0.11	26.16	Lumière diffuse.

Dans cette série d'expériences, la quantité d'oxygène dégagée par la plante a été, sauf au début, croissante jusque vers 5 heures du soir, heure à laquelle la plante a été exposée seulement à la lumière diffuse. Que le ciel soit pur ou couvert, c'est, à très peu près, à la même heure du jour que le maximum d'oxygène dégagé est atteint. A partir de ce moment, la quantité d'oxygène dégagée décroît, devient nulle et pendant la nuit ce gaz est absorbé avec formation corrélative d'acides organiques.

La proportion d'acide carbonique oscille quelque peu également. Quand la lumière est fort vive, tout l'acide carbonique produit par la respiration de la raquette est décomposé avant même d'avoir pu se dégager; mais si le soleil est momentanément caché ou que les rayons en tombent perpendiculairement sur la raquette (épaisse de 2 à 3 centimètres), la plante insuffisamment éclairée (en totalité dans le premier cas, en partie dans le second) dégage une faible quantité d'acide carbonique. Ce dégagement, en dehors du corps de la plante, de l'acide carbonique sous forme de traces peu appréciables est dû au brassage. Si ce brassage n'était pas effectué, on ne trouverait pas, pendant une journée de beau soleil, d'acide carbonique dans le gaz

qui entoure les grosses raquettes de Cactées : ainsi s'explique la découverte de Th. de Saussure.

§ 1. — RÉSULTANTE DE LA RESPIRATION ET DE L'ASSIMILATION ;
CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

Après les observations isolées de Th. de Saussure, Dutrochet, H. Mohl et Garreau, Boussingault a fait de nombreuses recherches relatives à l'action de la lumière sur les plantes et à la nature des échanges gazeux qui s'accomplissent à la lumière entre l'air et la plante.

Une remarque importante de Claude Bernard sur l'influence des anesthésiques (suppression de l'action chlorophyllienne), jointe à toutes ces recherches antérieures, a conduit MM. Bonnier et Mangin à séparer l'action chlorophyllienne de la respiration.

Les deux savants physiologistes ont ainsi fait prévoir que, suivant leur importance respective, l'une des deux fonctions, étant prédominante sur l'autre, imprime à la résultante une orientation différente : tantôt, la respiration l'emportant, on constate à la lumière une absorption d'oxygène et un dégagement d'acide carbonique ; tantôt, l'assimilation étant la plus importante, c'est un dégagement d'oxygène et une absorption d'acide carbonique qu'on observe. On conçoit que, transitoirement, on puisse obtenir un dégagement simultané d'oxygène et d'acide carbonique ou une absorption simultanée de ces mêmes gaz.

Les plantes ordinaires ayant été seules étudiées à ce point de vue, il importait de rechercher si les plantes grasses se comportent absolument de même.

Boussingault a trouvé que les feuilles vertes des végétaux ordinaires dégagent un volume d'oxygène à peu près égal au volume d'acide carbonique qu'elles ont absorbé.

D'après M. Mayer, les plantes grasses émettent de l'oxygène dans une atmosphère dépourvue d'acide carbonique : telle est

donc une différence importante entre ces deux catégories de plantes.

En me servant d'appareils identiques à ceux que j'ai décrits au sujet de la respiration des plantes grasses, j'ai constaté, par de nombreuses expériences réalisées avec une lumière d'intensité variable et à des températures très diverses, que les plantes grasses peuvent présenter les échanges gazeux variés, définis par MM. Bonnier et Mangin et relatés plus haut.

1° Dégagement d'oxygène dans une atmosphère sans acide carbonique.

Le dégagement d'oxygène à la lumière est très fréquent chez les plantes grasses contenues dans une atmosphère confinée *qui ne renfermait primitivement aucune trace d'acide carbonique*, et qui ne contient pendant l'expérience que l'acide carbonique résultant de leur respiration.

Ainsi la plante, placée dès le début dans un appareil sans acide carbonique, modifiera la plupart du temps l'atmosphère environnante en l'enrichissant en oxygène. Elle décompose l'acide carbonique avant que ce gaz ne se soit dégagé en dehors d'elle.

Les exemples suivants sont nombreux et convaincants. Ils ne représentent cependant qu'une faible partie de ceux que j'aurais pu mentionner.

I. — Dégagement d'oxygène.

Noms des familles.	Noms des espèces.	Date de l'expérience.	Tem- pérature.	Lumière.	Gaz initial. Oxygène p. 100.	Gaz final. Oxygène p. 100.	Vol. d'O dégagé en mill. cub. p. 1 gr. de poids frais en 1 h.
Crassulacées.....	<i>Sedum album</i>	3 IV	14°	Lum. diffuse vive.	20.59	21.56	16.1
	— <i>carneum</i>	id.	14	id.	20.59	21.28	17.6
	— <i>acre</i>	id.	14	id.	20.59	21.40	13.4
	— <i>acre</i>	14 VI	17	id.	20.42	21.51	23.95
	— <i>reflexum</i>	7 VII	28	Soleil vif.	20.70	21.43	19.3
	— <i>Telephium</i>	23 VII	24	Lum. diffuse vive.	20.79	21.61	19.8
	— <i>dendroideum</i>	2 IV	12	id.	20.46	24.04	36.1
	<i>Crassula arborescens</i> ...	25 III	14	id.	20.59	25.02	29.5
	—	4 V	18	Soleil	20.53	24.79	37.3
	—	29 V	20	Lum. diffuse vive.	20.65	30.24	71.0
Mésembryanthémées.	<i>Mesembryanthemum del-</i> <i>toïdes</i>	23 III	8	Soleil.	20.58	21.41	12.2
	<i>Pereskia aculeata</i>	23 VII	24	Lum. diffuse vive.	20.79	20.90	5.26
	<i>Phyllocactus grandiflo-</i> <i>rus</i>	30 IV	16	id.	20.67	24.48	44.44
	—	4 V	18	Soleil.	20.53	24.34	52.9
Cactées.....	<i>Opuntia tomentosa</i>	10 VI	20	id.	20.44	25.35	43.1
	—	16 IV	16	Lum. diffuse vive.	20.66	25.72	21.7
	—	2 VII	33	Soleil vif.	20.79	29.11	120.6
	<i>Opuntia maxima</i>	30 IV	16	Lum. diffuse vive.	20.67	28.38	22.10
	— <i>dejecta</i>	4 V	18	Soleil.	20.53	24.07	37.2
	— <i>monacantha</i>	25 V	20	Lum. diffuse vive.	20.70	21.82	9.6
	—	25 V	20	id.	20.77	21.93	24.5
	<i>Euphorbia rhipsaloides</i> ..	9 VII	24	id.	20.77	31.58	216.3
Euphorbiacées.....	<i>Euphorbia rhipsaloides</i> ..	9 VII	24	id.	20.77	31.58	216.3
Liliacées.....	<i>Aloe spinosa</i>	6 IV	10	Ciel couvert.	20.70	21.00	5.9

Le fait signalé par M. Mayer pour quelques végétaux de la famille des Crassulacées s'étend donc à toutes les plantes grasses sans exception.

Il importe de remarquer que, dans tous les exemples cités plus haut, le dégagement d'oxygène est obtenu :

1° *A basse température*, même avec un ciel couvert et peu de lumière diffuse ;

2° *A une température moyenne*, avec beaucoup de lumière diffuse, c'est-à-dire un ciel très peu couvert ou un ciel clair dans lequel se déplacent des nuages plus ou moins nombreux ;

3° *A une température élevée*, lorsque le soleil est très vif.

2° *Absorption d'oxygène et dégagement d'acide carbonique.*

On sait que *l'activité respiratoire augmente, jusqu'à une certaine limite, avec la température* ; il peut se faire que, *pour une lumière d'intensité donnée*, alors que l'assimilation l'emporte sur la respiration, à la température de 15° par exemple, la respiration arrive à prédominer sur l'assimilation à la température de 25°. Ainsi, dans cette hypothèse, à 15° on constatera un dégagement d'oxygène et une absorption d'acide carbonique tandis qu'à 25° on obtiendra un dégagement d'acide carbonique, et une absorption d'oxygène.

Ce phénomène m'a été offert quelquefois par les plantes grasses.

II. — Absorption d'oxygène et dégagement d'acide carbonique.

Noms des familles.	Noms des espèces.	Date de l'expérience.	Tem- pérature.	Lumière.	Gaz initial. Oxygène pour 400.	Gaz final rapporté à la même proportion d'Az qu'au début.	Vol. en mill. cub. p. 1 gr. de poids frais en 1 heure
Oxygène CO₂ dégagé Oabsorbé CO₂ dégagé.							
Crassulacées..	<i>Sedum album</i>	28 I	15°	Ciel couvert.	20.49	49.05	0.87 25.8 15.6
	— <i>dendroideum</i> ..	2 IV	29	Lum. diffuse faible.	20.70	49.80	1.26 9.87 13.8
	—	13 IV	21	id.	20.72	49.70	2.37 » »
	<i>Crassula arborescens</i> ..	25 III	36	Ciel couvert.	20.59	45.85	6.83 35.7 51.4
Mésembryan- thémées.....	<i>Mesembryanthemum deltoides</i>	23 III	31	id.	20.58	49.32	1.81 39 55.7
		6 VI	23	id.	20.53	49.89	0.77 11.8 44.2
		2 VII	33	Soleil.	20.79	20.40	0.43 4.9 3.4
	<i>Mesembry. Cooperi</i>	29 I	46	Lum. diffuse faible.	20.33	20.15	0.13 1.7 4.6
Cactées.....	<i>Pereskia aculeata</i>	10 VI	20	Soleil.	20.44	20.39	0.00 2.5 »
	<i>Cereus lanuginosus</i> ...	31 XII	12	Lum. très faible.	20.69	49.13	0.73 8.4 3.9
	— <i>serpentinus</i> ...	id.	12	id.	20.49	46.76	1.84 10.1 5
	— <i>grandiflorus</i> ..	3 I	12	id.	20.49	49.10	0.52 16.5 6.2
	— <i>rostratus</i>	id.	12	id.	20.49	49.24	0.88 23.2 46.34

Je n'ai obtenu, avec les plantes très charnues comme les Cactées, le phénomène simultané de l'absorption d'oxygène et du dégagement d'acide carbonique que pendant l'hiver et à basse température avec une lumière diffuse excessivement faible. La plus grande partie des tissus de ces végétaux est ainsi dans l'obscurité, la cuticule étant suffisamment épaisse pour arrêter toute la lumière.

3° Dégagement simultané d'oxygène et d'acide carbonique.

Dans une note (1) à la Société de Biologie, lue en séance du 11 avril 1891, j'ai fait connaître par quelques exemples que les Cactées dégagent simultanément de l'oxygène et de l'acide carbonique.

1° Quand la température est voisine de celle des régions équatoriales, alors que les plantes sont exposées à une lumière diffuse de moyenne intensité ;

2° Quand, la température étant peu élevée, la lumière a une faible intensité.

Ce dégagement simultané avait été prévu jusque-là comme phénomène transitoire et, par suite, de peu de durée, lorsque s'établit la lutte entre l'assimilation et la respiration d'une plante quelconque, soit au début soit à la fin d'une journée.

Or ce phénomène est très général chez les Cactées où j'ai pu le constater à chaque instant dans mes expériences d'avril à juillet 1891 ; il s'applique de même aux autres familles de végétaux charnus ; dans deux ou trois circonstances, je l'ai même observé avec des plantes ordinaires encore pourvues de leurs cotylédons, à l'état jeune.

C'est avec le *Sedum dendroideum* que, pour la première fois, s'est manifesté le dégagement simultané d'oxygène et d'acide carbonique dans une de mes expériences à la lumière chez les Crassulacées. J'y parvins en choisissant les jours d'expérience de telle sorte que, tout en augmentant peu à peu la lumière et par

(1) E. Aubert : Note sur un phénomène physiologique qu'on observe dans les échanges gazeux chez certaines plantes grasses. (Mémoires de la Société de Biologie, 1891.)

suite l'assimilation, je diminuais la température et par suite l'intensité de la respiration.

Ces essais ont eu lieu en avril 1891.

Sedum dendroideum.

Date de l'expé- rience.	Tempé- rature.	Lumière.	Gaz initial.	Gaz final ramené à la même proportion d'azote.		Variations p. 100. du gaz pendant l'expérience.	
				Oxygène.	CO ² .	Oxygène	CO ² .
2 avril.	29°	Ciel un peu cou- vert.....	20.70	19.80	1.28	— 0.90	+ 1.28
13 —	21	Ciel couvert pen- dant 2 heures; puis soleil voilé par le brouillard.	20.72	19.70	2.37	— 1.02	+ 2.37
15 —	19	Soleil moins voilé que le 13 avril..	20.61	21.08	0.21	+ 0.47	+ 0.21
2 —	12	Ciel un peu cou- vert.....	20.46	24.04	0.00	+ 3.58	0.00

Ainsi le 15 avril, j'obtins à la température de 19°, sous l'influence de la lumière solaire peu active, un dégagement simultané d'oxygène et d'acide carbonique par une expérience qui dura sept heures.

La lutte entre l'assimilation et la respiration est parfaitement traduite aux diverses températures de 29° à 12° et sous l'influence d'une lumière d'intensité variable, dans ces quatre expériences du 2 au 15 avril.

Le tableau qui suit contient quelques-uns des exemples du dégagement simultané d'oxygène et d'acide carbonique, obtenus par l'étude de l'influence de la lumière sur des plantes grasses appartenant à diverses familles.

III. — Dégagement simultané d'oxygène et d'acide carbonique.

Noms des familles.	Noms des espèces.	Date de l'expé- rience.	Tempé- rature.	Lumière.	Gaz initial, Oxygène p. 100.	Gaz final rapporté à la proportion initiale d'azote.	Vol. en mnc. par gr. de poids frais en 1 h.
						$\left\{ \begin{array}{l} \text{Oxygène.} \\ \text{CO}_2. \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 0 \text{ dég.} \\ \text{CO}_2 \text{ dég.} \end{array} \right.$
Crassulacées.	<i>Sedum album</i>	10 VI	20°	Soleil.	20.44	21.63	0.22
	— <i>carneum</i>	2 VII	33	id.	20.79	22.48	0.41
	— <i>acre</i>	6 VI	23	Soleil par intervalles.	20.53	22.47	0.67
	— <i>reflexum</i>	2 VII	33	Soleil.	20.79	21.64	0.21
Mésembryant.	— <i>reflexum</i>	13 VII	26	id.	20.83	21.96	0.09
	<i>Crassula arborescens</i>	2 VII	33	id.	20.79	38.61	0.57
	<i>Rochea fulcata</i>	6 VI	23	Soleil par intervalles.	20.53	27.1	0.44
	<i>Mesembry. cristallinum</i>	23 VII	24	Ciel couvert; qq. éclaircies.	20.79	20.81	0.44
Cactées . . .	<i>Phyllocactus grandiflorus</i>	28 V	20	Lum. diffuse vive.	20.79	23.18	0.21
	<i>Opuntia tomentosa</i>	27 III	35	Ciel couvert.	20.61	21.15	2.18
	— <i>tomentosa</i>	29 VI	26	Lumière diffuse vive.	20.74	28.70	0.43
	<i>Opuntia cylindrica</i>	14 I	15	id.	20.53	20.74	0.50
Euphorbiacées	— <i>cylindrica</i>	4 IV	14	Ciel couvert.	20.60	26.79	0.32
	<i>Opuntia maxima</i>	10 VI	20	Soleil.	20.44	29.35	0.50
	— <i>subulata</i>	30 IV	16	Lumière diffuse vive.	20.67	22.46	1.04
	— <i>dejecta</i>	30 IV	16	id.	20.67	22.66	3.43
Composées . .	— <i>robusta</i>	11 VII	30	Soleil.	20.62	42.80	0.97
	<i>Cereus macrogonus</i>	16 IV	22	id.	20.66	29	0.23
	<i>Mamillaria Neumanniana</i>	2 VII	33	id.	20.79	28.94	0.27
	<i>Euphorbia manillaris</i>	9 VII	24	id.	20.77	39.66	0.20
Composées . .	— <i>Kleinia articulata</i>	9 VII	24	id.	20.77	27.35	0.23
					{ 0.08 de CO ₂		30.11
							1.21
							16.7
							43.2
							445.5
							28.2
							1

Tout en constatant la généralité du phénomène par lequel les plantes grasses dégagent à la fois de l'oxygène et de l'acide carbonique à la lumière, dans les conditions que j'ai définies plus haut, je dois cependant faire remarquer que, sauf dans quelques cas très rares, l'acide carbonique ne s'est dégagé qu'en faible quantité. Ce dégagement me paraît dû le plus souvent à une sorte de drainage effectué par l'oxygène qui sort de la plante.

En effet, dans une plante grasse, la partie profonde du parenchyme est sans chlorophylle, et cependant les acides organiques y sont mis en réserve aussi bien que dans les régions superficielles, en vertu des échanges osmotiques de cellule à cellule. Or, à la lumière et sous l'influence de la chaleur, plus grande même à l'intérieur de la plante que dans l'air extérieur, ces acides organiques se décomposent, en même temps que la partie profonde du parenchyme respire et n'assimile pas. L'oxygène dégagé par la décomposition des acides organiques étant en général supérieur en volume à celui qu'utilise la plante pour sa respiration, l'excès d'oxygène se dégage en entraînant avec lui l'acide carbonique dû à la respiration du parenchyme incolore. Une partie seulement de cet acide carbonique est réduite lors de son passage à travers le parenchyme chlorophyllien et l'autre partie sort de la plante.

Telle me paraît être l'explication la plus plausible de ce phénomène. S'il n'est pas constaté chez les plantes vertes ordinaires, c'est que celles-ci ont, en général, un parenchyme peu développé, entièrement chlorophyllien, et que l'assimilation y est beaucoup plus active que chez les végétaux charnus. Non seulement les plantes vertes ordinaires sont capables de décomposer à la lumière l'acide carbonique qu'elles exhalent en respirant, mais encore elles peuvent décomposer une partie de ce même gaz préalablement introduit dans l'atmosphère qui les entoure.

En résumé, les plantes grasses se comportent à la lumière comme les végétaux : c'est-à-dire qu'elles absorbent de l'acide

carbonique et dégagent de l'oxygène. Toutefois, comme l'ont montré Th. de Saussure pour l'*Opuntia vulgaris* et M. Mayer pour quelques Crassulacées, j'ai vérifié que :

1° *Les plantes grasses, à quelque famille qu'elles appartiennent, peuvent dégager de l'oxygène, à une lumière d'intensité suffisante, même dans une atmosphère dépourvue d'acide carbonique.*

2° La valeur $\frac{O}{C} = R$, concernant les échanges gazeux des plantes grasses à la lumière, est, sauf de très rares exceptions, plus grande que l'unité, et d'autant plus grande que la plante est plus charnue.

3° *Les plantes grasses, surtout les plus charnues, dégagent fréquemment, à la lumière, à la fois de l'oxygène et de l'acide carbonique.*

§ 2. — L'ASSIMILATION CHLOROPHYLLIENNE.

Méthode employée. — De même que j'ai entrepris dans le premier chapitre de ce travail l'étude de la respiration comparée des plantes grasses et des végétaux ordinaires, de même j'ai voulu établir la comparaison des résultats de l'assimilation chlorophyllienne chez ces deux catégories de plantes. Je me suis inspiré, pour ce nouveau genre de recherches, de la méthode imaginée par MM. Bonnier et Mangin, dont j'ai dit quelques mots dans l'introduction.

Cette méthode consiste à étudier :

1° La respiration des plantes en en comparant l'intensité à la lumière et à l'obscurité ;

2° La résultante de la respiration et de l'action chlorophyllienne superposées, et de tirer des nombres obtenus les résultats se rapportant à l'assimilation chlorophyllienne seule.

Quatre procédés ont été mis en œuvre par les deux savants physiologistes pour séparer les deux phénomènes de la respiration et de l'assimilation, contrôler les résultats et s'assurer de leur exactitude :

a. Le procédé de l'exposition successive à l'obscurité et à la lumière ;

- b. Le procédé des anesthésiques ;
- c. Le procédé de la baryte ;
- d. Le procédé de la comparaison de branches inégalement vertes.

Ces divers procédés, applicables sans difficulté aux plantes ordinaires, présentent des inconvénients lorsqu'il s'agit des plantes grasses.

L'étude de la respiration nous a montré, en effet, le rapport $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ indépendant de la température et du moment auquel on réalise l'expérience chez les plantes ordinaires, tandis que chez les plantes grasses, ce rapport peut diverger, pour une même espèce, avec ces diverses conditions. Or une plante grasse ne pouvant être indifféremment exposée à telle ou telle heure à l'obscurité sans que ses échanges gazeux varient (régis qu'ils sont par la production d'acides organiques), il est préférable d'exposer, *à la même heure*, deux plantes ou portions de plantes aussi comparables que possible, l'une à l'obscurité, l'autre à la lumière, dans les mêmes conditions de température, d'humidité, etc.

Une autre raison en faveur de cette manière d'agir est la lenteur des échanges gazeux des plantes grasses qui nécessitent un séjour de six à dix heures dans une atmosphère confinée, pour la modifier à peu près autant que le feraient, en général, des plantes ordinaires en deux ou trois heures. Il est donc plus commode et plus normal, à la fois, de mettre les plantes le matin dans leurs éprouvettes respectives et d'en étudier le soir les échanges.

Le procédé des anesthésiques est inapplicable ; car il est impossible, à cause de l'épaisseur des tissus, de vérifier si une plante grasse, après le traitement par le chloroforme par exemple, présente les mêmes propriétés qu'avant : l'anesthésique ne devant disparaître qu'après plusieurs heures et souvent plusieurs jours.

Le procédé de la baryte n'est pas d'une application rigoureuse chez les plantes grasses, parce que l'acide carbonique qui prend

naissance par la respiration des tissus y demeure retenu plus ou moins dans les lacunes. Or, dans les conditions ordinaires, une notable partie de cet acide est décomposée avant d'avoir pu se dégager, surtout chez les végétaux très charnus. Si donc on plaçait ces plantes dans une atmosphère dont la baryte absorberait l'acide carbonique à mesure de son apparition, on conçoit que la tension de ce gaz dans l'atmosphère extérieure à la plante, constamment inférieure à ce qu'elle est dans son atmosphère interne, lui ferait subir, de dedans en dehors, un drainage hors de proportion avec le phénomène habituel. Ainsi les résultats se trouveraient en désaccord avec les phénomènes ordinaires.

Enfin le procédé de la comparaison de branches inégalement vertes ne peut être appliqué chez les plantes grasses dont le développement est très lent. La chlorophylle a toujours pu apparaître dans un organe jeune avant qu'il fût question de l'expérimenter.

Le premier des quatre procédés employés par MM. Bonnier et Mangin est donc le seul applicable aux plantes grasses dans les conditions que j'ai signalées plus haut.

Les mêmes auteurs ont fait observer que l'intensité de la respiration diminue à la lumière et qu'elle est comprise entre les $\frac{2}{3}$ (à la lumière diffuse vive) et les $\frac{19}{20}$ (à la lumière diffuse faible) de l'intensité respiratoire à l'obscurité. L'exposition d'une plante grasse à la lumière diffuse, même très faible, détermine la décomposition des acides organiques et un dégagement d'oxygène, de telle sorte qu'il me paraît impossible pour diverses raisons (dégagement d'oxygène, drainage de l'acide carbonique par la baryte) de déterminer l'influence de la lumière sur l'intensité de la respiration des végétaux charnus.

J'admettrai simplement que cette respiration est la même à la lumière et à l'obscurité. D'ailleurs, pour les végétaux très charnus et à cuticule épaisse comme les Cactées, quelque vive que soit la lumière, elle ne pénètre que difficilement au centre de la plante et le parenchyme interne (sans chlorophylle d'ailleurs,

ce qui prouve que la lumière n'y accède pas facilement) respire à peu près comme à l'obscurité.

L'erreur, commise en vertu de cette hypothèse, est donc de moindre importance qu'on pourrait le croire.

La méthode expérimentale une fois établie, au lieu de comparer seulement les modifications apportées par la plante en expérience dans la composition centésimale du gaz où elle est plongée, j'ai préféré comparer les volumes gazeux échangés.

Cette manière de procéder présente un double avantage, à mon avis :

1° Elle donne le rapport $\frac{O}{C}$ avec la même exactitude;

2° Elle permet de comparer l'influence de la température et de la lumière sur l'intensité des échanges gazeux.

1° RÉSULTATS NUMÉRIQUES.

Pour exposer les résultats numériques concernant l'assimilation chlorophyllienne des végétaux, il faut donner, en même temps, les nombres obtenus par l'étude de leur respiration à l'obscurité et par l'étude de l'action de la lumière sur ces plantes. Les volumes d'oxygène et d'acide carbonique, absorbés ou dégagés à la lumière et à l'obscurité étant connus, on en déduira, par une marche indiquée plus loin, la valeur α du rapport $\frac{O}{C}$.

Ces résultats sont contenus dans les tableaux suivants.

TABLEAU IV. — *Crassulacées et Mésembrianthémées.*

NOMS des ESPÈCES.	NATURE de LA PLANTE.	TEMPÉRATURE.	DATE DE L'EXPÉRIENCE.	LUMIÈRE.	VOL. EN MILL. CUBES DES GAZ ÉCHANGÉS par 1 gr. de poids frais, en 1 h :				NOMBRES provenant de la comparaison de (6) et (7).				MOYENNE de α dans diverses expé- riences, à la lumière	
					à la lumière. Résultante (6).		à l'obscurité. Respiration (7).		Assimilation chlorophyll.		$\bar{O} = \alpha$.		vive.	faible
					O dégagé.	CO ₂ dégagé.	O absorbé.	CO ₂ dégagé.	O dégagé.	CO ₂ absorbé.	O dégagé.	CO ₂ absorbé.		
<i>Sedum caneum.</i>	Jeunes tiges.	18°	21 IV	Soleil.	4.54	6.3	70.6	67.3	72.44	60.95	4.18			
	Tig. plus âgées	21	22 V	id.	24	"	85.9	85.5	109.9	85.5	4.29		1.32	
	Grandes tiges.	32	2 VII	id.	39.7	2.6	107.6	97.8	147.3	95.2	4.55			
<i>Sedum album.</i>	Jeunes tiges.	14	3 IV	Ciel couvert.	47.6	"	66	58.4	83.6	58.4	4.43			1.43
	Grandes tiges	20	10 VI	Soleil.	45.65	2.9	77.5	82.4	93.15	79.5	4.17		1.42	
	id.	14	3 IV	Ciel couvert.	46.1	"	56.65	54.5	72.75	54.5	4.34			1.24
<i>Sedum acre.</i>	Jeunes tiges.	21	22 V	Soleil.	23.34	"	93.66	89.2	117	89.2	4.31		1.28	
	Grandes tiges	24	20 VI	id.	26.8	"	92.2	91.7	119	91.7	4.29			
	Jeunes tiges.	14	3 IV	Ciel couvert.	43.4	"	72.45	61.4	85.85	61.4	4.40			1.28
<i>Sed. reflectum.</i>	Jeunes tiges.	28	7 VII	Soleil.	49.3	"	79.7	85.7	99	85.7	4.45		1.24	
	Grandes tiges	32	2 VII	id.	34.3	8.6	124	121.6	158.3	113	4.40			
	— tiges.	26	13 VIII	Ciel couvert.	28.6	2.3	92.9	92.9	121.5	90.6	4.34			1.27
<i>Sedum Telephium.</i>	Grandes tiges	32	2 VII	Soleil.	51.2	"	204.7	206.8	255.9	206.8	4.24		1.24	
	Jeunes —	24	23 VII	Ciel couvert.	49.8	"	71.7	68.3	91.5	68.3	4.34			1.34
	Feuilles . . .	23	6 VI	Lum. moy.	36.6	2.44	26.74	24.76	63.34	22.3	2.84		2.84	
<i>Roechia fulcata.</i>	Rameau feuillé.	32	2 VII	Soleil.	124.3	4	65.1	57.1	189.4	53.1	3.57		2.87	
	id.	44	25 III	Ciel couvert.	29.5	"	21.74	19.4	51.24	49.4	2.64			
	id.	13	19 III	Ciel tr. couv.	28.65	"	16.6	14.4	45.26	14.4	3.14			2.71
<i>Crassula arborescens.</i>	Rameau feuillé.	8	23 III	Soleil.	12.2	"	32.9	28.8	45.1	28.8	1.56			
	id.	12	19 IV	id.	— 6.6	8.4	57.8	50.7	51.2	42.6	1.20		1.26	
	id.	32	2 VII	id.	— 4.9	3.4	62.1	54	57.2	50.6	1.43			
<i>Mesembrian- themum deltoides.</i>	id.	45	5 II	Ciel couvert.	— 31.2	25.5	72.3	55.6	41.1	30.1	1.36			1.25
	id.	23	6 VI	id.	— 11.8	14.2	77.6	72.2	65.8	58	1.14			

TABLEAU. V. — Cactées et diverses plantes grasses.

NOMS des ESPÈCES.	NATURE de LA PLANTE.	TEMPÉRATURE.	DATE DE L'EXPÉRIENCE.	LUMIÈRE.	VOL. EN MILL. CUBES DES GAZ ÉCHANGÉS. par 1 gr. de poids frais, en 1 h.						NOMBRES provenant de la comparaison de (6) et (7).			MOYENNE de α dans diverses expériences à la lumière	
					à la lumière. Résultante (6).		à l'obscurité. Respiration (7).		CO ₂ dégagé.	CO ₂ absorbé.	O dégagé.	CO ₂ absorbé.	$\frac{O}{C} = \alpha$.		
					O dégagé.	CO ₂ dégagé.	O absorbé.	CO ₂ dégagé.							
<i>Pereskia</i> <i>aculeata</i> .	Jeune tig. feuil. id.	20° 24	10 VI 23 VII	Soleil. Ciel couvert.	— 2.5 5.3	» »	289.4 170.5	253.8 155	0.88 0.91	253.8 155	286.9 175.8	253.8 155	1.13 1.13	1.13 1.13	
<i>Phyllocactus</i> <i>grandiflorus</i> .	Ram. un p. âgé. Rameau jeune..	20 24	28 V 23 VII	Soleil. Ciel couvert.	29.7 73.2	2.6 1.1	64.4 64.5	50.3 62.1	0.78 0.96	47.7 61	94.1 137.7	47.7 61	1.97 2.26	1.97 2.26	
<i>Opuntia</i> <i>monacantha</i> .	Raq. de plus. m. Raq. très jeune. — plus âgée. — âgée.....	20 26 26 26	29 V 29 VI id. id.	Soleil. Ciel couvert. id. id.	29.35 43.7 51.2 75.54	0.74 5.4 4.64 3.3	45.3 95.5 58.7 41.2	40.44 94.6 52.9 43.36	0.89 0.90 0.90 1.05	39.7 89.2 51.26 40.06	74.85 139.2 109.9 116.74	39.7 89.2 51.26 40.06	1.88 1.56 2.14 2.91	1.88 1.56 2.14 2.91	
<i>Opuntia</i> <i>tomentosa</i> .	Raquette jeune. — d'un an. — jeune. — d'un an.	33 33 24 35	2 VII 1 ^{er} VI 23 VII 27 III	Soleil. id. Ciel couvert. id.	120.6 39.45 56 4.7	» 0.8 0.5 18.9	49.8 26.8 22 37.2	36.4 19.7 40.8 36.5	0.73 0.73 0.49 0.98	47.4 66.25 18.9 41.9	170.4 66.25 18.9 41.9	47.4 66.25 18.9 41.9	4.68 3.50 7.59 2.38	4.68 3.50 7.59 2.38	
<i>Op. cylindrica</i> . <i>Op. maxima</i> . <i>Rhipsalis salicor</i> . <i>Mamill. Neuma</i> .	» — de qq. sem. » plante de 3 ans.	14 20 18 33	4 IV 10 VI 15 V 2 VII	Ciel couvert. Soleil. id. id.	8.9 53.2 53.2 43.2	0.46 1.4 1.4 1.4	8. 24.75 29.2 27.4	4.5 22.5 30.45 21.55	0.56 0.90 1.04 0.79	16.9 49.95 82.4 70.6	4.04 21.1 30.45 20.15	4.04 21.1 30.45 20.15	4.19 2.37 2.71 3.51	4.19 2.37 2.71 3.51	
<i>Euph. manniana</i> . <i>Aloe pinosa</i> . <i>Kleinia articul.</i>	Jeunes tiges.... Tig. feuil. jeune. Tige renflée....	24 24 24	9 VII 23 VII 9 VII	Soleil. Ciel couvert. Soleil.	145.5 30.5 28.2	1.54 0.5 1	62 31 29.7	64.6 25.6 29.5	1.04 0.82 0.99	207.5 61.5 57.9	63.06 25.4 28.5	207.5 61.5 57.9	3.29 2.45 2.03	3.29 2.45 2.03	

TABLEAU VI. — **Plantes ordinaires.**

Noms des espèces.	Tem- pérature.	Date de l'expérience.	Valeurs de $\frac{O}{G} = a$	Moyenne de a .
<i>Lupinus albus</i>	13°	25 III.	1.12	1.10
	18	24 IV	1.10	
	21	22 V	1.10	
	32	1 ^{er} VI	1.06	
<i>Faba vulgaris</i>	14	27 III	1.13	1.11
	12	8 IV	1.14	
	21	19 IV	1.05	
<i>Calamintha Nepeta</i>	24	24 VII	1.05	1.05
<i>Mirabilis Jalapa</i>	18	15 V	1.19	1.18
	20	28 V	1.13	
	31	2 VII	1.23	
<i>Hedera Helix</i>	20	10 VI	1.13	1.13
<i>Ricinus communis</i>	20	28 V	1.12	1.12
<i>Triticum sativum</i> jeune. . .	8	23 III	1.15	1.15
<i>Picea excelsa</i>	15	28 I	1.19	1.12
	18	9 II	1.16	
	20	29 V	1.09	
	28	7 VII	1.04	

Les tableaux IV et V nous renseignent sur les conditions dans lesquelles ont été effectuées, à la lumière et à l'obscurité, les expériences comparatives propres à indiquer, pour chaque plante, la nature et la valeur des échanges gazeux dus à la respiration et à l'assimilation.

Les nombres concernant l'assimilation chlorophyllienne sont déduits de ceux qui concernent la respiration d'une part, et d'autre part la résultante de la respiration et de l'assimilation superposées. Les exemples qui suivent montrent la marche adoptée pour tirer de ces résultats la valeur du rapport $\frac{O}{G} = a$.

1^{er} CAS. — La plante, exposée à la lumière, dégage de l'oxygène et absorbe de l'acide carbonique.

C'est le cas le plus fréquent.

Le 22 mai 1891, deux branches de *Sedum carneum* ont été placées :

L'une, ayant un poids frais de 1^{er},603, dans 24^{cc},7 d'air, à une lumière diffuse vive ;

L'autre, ayant un poids frais de 1^{er},483, dans 22^{cc},8 d'air, à l'obscurité.

Le gaz initial renfermait 20,64 d'oxygène et 79,36 d'azote. — Température 21°.

L'atmosphère finale était ainsi composée, au bout de 6^h35, pour la plante à la lumière : CO² = zéro ; O = 21,67 rapporté à la proportion initiale d'azote ; et les volumes de gaz échangés par 1 gramme de poids frais de la plante ont été, en une heure :

$$(1) \begin{cases} \text{Acide carbonique dégagé} & = & 0^{\text{mmc}},0. \\ \text{Oxygène dégagé} & = & 24 \quad ,0. \end{cases}$$

L'atmosphère finale de la plante à l'obscurité, au bout de 6^h50, était composée de :

$$\text{CO}^2 = 3,78 \quad \quad \text{O} = 16,84 \quad \quad \text{pour } 79,36 \text{ d'azote également.}$$

1 gramme de poids frais de la plante à l'obscurité a, en une heure :

$$(2) \begin{cases} \text{Oxygène absorbé} & = & 85^{\text{mmc}},9. \\ \text{Acide carbonique dégagé} & = & 85 \quad ,5. \end{cases}$$

On procède de la manière suivante pour obtenir les volumes de gaz échangés dans l'assimilation chlorophyllienne seule :

Le volume d'acide carbonique absorbé est évidemment égal à celui que la plante a dégagé par sa respiration, puisque, dans l'air qui l'entoure à la lumière, on n'en trouve plus trace.

$$\text{CO}^2 \text{ absorbé et décomposé par l'action chlorophyllienne} = 85^{\text{mmc}},5$$

Si la composition du gaz à la lumière fût restée la même depuis le début jusqu'à la fin de l'expérience, on en eût conclu que la quantité d'oxygène dégagée par l'action chlorophyllienne était égale au volume d'oxygène absorbé par la respiration, soit 85^{mmc},9. Puisque l'oxygène est en plus grande quantité dans l'atmosphère finale, la plante en a donc dégagé plus qu'elle n'en a absorbé, c'est-à-dire :

$$85^{\text{mmc}},9 + 24^{\text{mmc}} = 109^{\text{mmc}},9$$

$$\text{O dégagé par l'action chlorophyllienne} = 109^{\text{mmc}},9.$$

Le rapport $\frac{O}{C} = a = \frac{109,9}{85,5} = 1,29$.

2° CAS. — La plante absorbe de l'oxygène et dégage de l'acide carbonique à la lumière.

Le 6 juin 1891, la lumière diffuse étant très faible et la température de 23°, j'ai placé dans deux éprouvettes des branches de *Mesembryanthemum deltoides*, l'une à la lumière, l'autre à l'obscurité, sur le mercure. La composition du gaz initial était :

$$O = 20,53 \quad \text{et} \quad Az = 79,47.$$

La composition du gaz final était, au bout de 7^h50, à la lumière, pour la même proportion d'azote :

$$O = 19,89 \quad CO^2 = 0,77 \quad Az = 79,47$$

Les volumes de gaz absorbé et dégagé par 1 gramme de poids frais de la plante à la lumière, en une heure, ont été :

$$(3) \begin{cases} \text{Oxygène absorbé} & = & 11^{\text{mmc}},8. \\ CO^2 \text{ dégagé} & = & 14 \text{ ,}2. \end{cases}$$

La composition du gaz final à l'obscurité, pour la même proportion d'azote, a été au bout de huit heures :

$$O = 15,82 \quad CO^2 = 4,38 \quad Az = 79,47$$

Et les volumes de gaz échangés avec l'air par 1 gramme de poids frais de la plante en une heure :

$$(4) \begin{cases} \text{Oxygène absorbé} & = & 77^{\text{mmc}},6. \\ CO^2 \text{ dégagé} & = & 72 \text{ ,}2. \end{cases}$$

Si le gaz final n'avait pas renfermé d'acide carbonique, la plante aurait décomposé tout celui provenant de sa respiration, soit 72^{mmc},2, par gramme ; comme il en reste 14^{mmc},2,

un gramme de poids frais de la plante a donc décomposé, sous l'influence de la lumière :

$$72^{\text{mmc}},2 - 14^{\text{mmc}},2 = 58^{\text{mmc}}.$$

$$CO^2 \text{ absorbé et décomposé par l'action chlorophyllienne} = 58^{\text{mmc}}.$$

Raisonnant d'une manière identique, on trouve qu'un gramme

de poids frais de la plante a dégagé par l'action chlorophyllienne, en une heure :

$$77^{\text{mmc}},6 - 11^{\text{mmc}},8 = 65^{\text{mmc}},8.$$

$$\text{O dégagé par l'action chlorophyllienne} = 65^{\text{mmc}},8.$$

$$\text{On en déduit : } \frac{\text{O}}{\text{C}} = a = \frac{65,8}{58} = 1,13.$$

3° CAS. — *La plante dégage simultanément de l'oxygène et de l'acide carbonique à la lumière.*

Le 29 mai 1891, à une lumière diffuse vive, j'ai placé, à la température de 20°, dans deux éprouvettes, deux rameaux de *Phyllocactus grandiflorus*, l'un à la lumière, l'autre à l'obscurité, dans un gaz renfermant :

$$\text{O} = 20,79 \qquad \text{Az} = 79,24$$

Le gaz final, pour la plante à la lumière, fut au bout de 6^h,30 et pour la même proportion d'azote :

$$\text{CO}^2 = 0,24 \quad \text{O} = 23,48 \quad \text{Az} = 79,24.$$

1 gramme de poids frais de la plante avait donc, en une heure, dégagé dans l'air :

$$(5) \left\{ \begin{array}{l} \text{Oxygène dégagé} = 29^{\text{mmc}},7. \\ \text{CO}^2 \text{ dégagé} = 2 \text{ ,}6. \end{array} \right.$$

Le gaz final, pour la plante à l'obscurité, se composait, après 7^h,40, pour la même proportion d'azote, de :

$$\text{CO}^2 = 3,65 \qquad \text{O} = 16,42 \qquad \text{Az} = 79,24$$

1 gramme de poids frais de la plante avait donc, en une heure, échangé avec l'air :

$$(6) \left\{ \begin{array}{l} \text{Oxygène absorbé} = 64^{\text{mmc}},4. \\ \text{CO}^2 \text{ dégagé} = 50 \text{ ,}3. \end{array} \right.$$

La comparaison des nombres (5) et (6) permet d'en déduire facilement :

$$\begin{array}{l} \text{CO}^2 \text{ abs. et décomp. par l'action chloroph.} = 50^{\text{mmc}},3 - 2^{\text{mmc}},6 = 47^{\text{mmc}},7 \\ \text{O dégagé par l'action chlorophyllienne} = 64 \text{ ,}4 + 29 \text{ ,}7 = 94 \text{ ,}1 \end{array}$$

Le rapport $\frac{O}{C} = a = \frac{94,1}{47,7} = 1,97$.

Les résultats numériques obtenus pour l'assimilation chlorophyllienne, de la manière qui vient d'être exposée, prêtent à deux sortes d'observations :

Les unes relatives à l'intensité de l'assimilation;

Les autres ayant trait aux variations du rapport $a = \frac{O}{C}$ chez les divers végétaux.

2° INTENSITÉ DE L'ASSIMILATION CHLOROPHYLLIENNE.

Comme je l'ai mentionné déjà dans l'étude de la respiration :

1° *L'intensité des échanges gazeux croît avec la température dans des conditions d'éclairement identiques.*

Ainsi les quantités d'oxygène dégagé et d'acide carbonique absorbé par l'action chlorophyllienne, rapportées à 4 gramme de poids frais en une heure ont été :

Pour <i>Sedum carneum</i>	à 18°	O = 72,2	CO ² = 60,95
	à 21	109,9	85,5
	à 32	147,3	95,2
Pour <i>Mesembrianthemum deltoïdes</i> . .	à 8	45,1	28,8
	à 12	51,2	42,6
	à 31	104	89
Pour <i>Phyllocactus grandiflorus</i> . . .	à 20	94,1	47,7
	à 32	122,6	64,3

2° *L'intensité des échanges gazeux diminue avec l'âge de la plante, à égalité de température et d'éclairement.*

Ainsi deux raquettes d'*Opuntia tomentosa*, l'une d'un an, l'autre de quelques semaines, ont été exposées aux températures de 33 à 35°; leurs échanges gazeux ont été :

Raquettes d'un an.	O dégagé = 41,9	CO ² absorbé = 17,6
Raquettes de qq. semaines.	id. = 170,4	id. = 36,4

3° *A égalité de température et d'éclairement et pour une même phase de la période végétative, les échanges gazeux dus à l'assimilation sont d'autant plus intenses que les plantes sont moins charnues.*

Ainsi les *Sedum reflexum* et *Telephium*, les rameaux feuillés jeunes de *Pereskia aculeata*, les rameaux aplatis jeunes de *Phyllocactus grandiflorus* sont, au point de vue de l'intensité des échanges gazeux, entièrement comparables aux plantes ordinaires.

Le 10 juin, l'étude de l'assimilation de feuilles du *Pereskia aculeata*, de rameaux adultes du *Phyllocactus grandiflorus*, de raquettes plus épaisses de l'*Opuntia maxima*, a donné les nombres suivants :

<i>Pereskia aculeata</i>	O dégagé = 286,9	CO ₂ absorbé = 253,8
<i>Phyllocactus grandiflorus</i>	91,9	45,1
<i>Opuntia maxima</i>	49,9	24,4

Et dans les mêmes conditions :

Lupin (plante)	O dégagé = 208,45	CO ₂ absorbé = 188,8
Fève (plante jeune)	133,3	127,3
Belle de nuit (plante jeune)	208,65	175,2
Lierre (feuilles jeunes)	267,4	235,6
Ricin (plante jeune)	214,9	192,2

Ces résultats montrent que les échanges gazeux des feuilles jeunes de *Pereskia* sont comparables à ceux des plantes ordinaires (Lupin, Fève, etc...) et que des Cactées très diversement charnues ont, avec l'air, des échanges gazeux d'autant plus faibles qu'elles sont plus épaisses.

3° VARIATIONS DU RAPPORT $\frac{O}{C} = \alpha$.

1° PLANTES ORDINAIRES (Tab. VI). — Le rapport $\alpha = \frac{O}{C}$, supérieur à l'unité, varie pour les plantes ordinaires que j'ai étudiées (Lupin, Fève, Calament, Nyctage, Lierre, Ricin, Blé, Epicea) entre 1,05 et 1,23. Les nombres indiqués par MM. Bonnier et Mangin (1), concernant également des plantes à feuillage mince (Tabac, Lierre, Ronce, Petit-Houx, Genêt, Pin sylvestre, Mar-

(1) G. Bonnier et L. Mangin : *Recherches sur l'action chlorophyllienne séparée de la respiration* (Annales des sc. nat., 7^e série, t. III, p. 42).

ronnier, Lilas) sont compris entre 1,05 et 1,24. Les déterminations des deux physiologistes et les miennes sont donc parfaitement concordantes.

2° PLANTES GRASSES (Tab. IV et V). — Les plantes grasses, qui s'éloignent plus ou moins des plantes ordinaires quant à la valeur du rapport $\frac{CO_2}{O}$ s'appliquant à la respiration, s'en écartent

de même pour le rapport $\frac{O}{C} = a$ concernant l'assimilation, rapport a qui devient notablement plus grand que l'unité chez les plantes très charnues.

Crassulacées.

Les Crassulacées renferment des espèces peu charnues, comme les *Sedum carneum*, *acre*, *reflexum*, *album*, *Telephium*, et des espèces à feuillage très épais comme le *Crassula arborescens* et le *Rochea falcata*.

Pour les premières espèces, le rapport a prend des valeurs variant entre 1,15 et 1,50; les moyennes de ces valeurs, se rapportant à une même espèce, sont peu différentes avec l'intensité de l'éclairement.

	Soleil.	Ciel couvert.
<i>Sedum carneum</i>	$a = 1,32$	$a = 1,43$
— <i>album</i>	1,12	1,24
— <i>acre</i>	1,28	1,28
— <i>reflexum</i>	1,24	1,27
— <i>Telephium</i>	1,24	1,37

Ces nombres, qui représentent les valeurs moyennes du rapport $\frac{O}{C} = a$, sont très rapprochés les uns des autres et néanmoins légèrement supérieurs à ceux relatifs aux plantes ordinaires, puisque pour ces dernières le nombre le plus grand qui ait été obtenu par MM. Bonnier et Mangin et par moi n'est pas supérieur à 1,24.

Les Crassulacées épaisses (*Rochea falcata* et *Crassula arborescens*) s'éloignent davantage des plantes ordinaires. Le rapport a , pour ces plantes, a des valeurs moyennes voisines de 2,80.

Mésembrianthémées.

Les espèces de cette famille que j'ai étudiées sont relativement peu charnues et le rapport a est très voisin de celui des plantes ordinaires : 1,25 environ.

Cactées.

Dans cette famille, quelques rares espèces sont peu charnues : le *Pereskia aculeata* l'est le moins ; le *Phyllocactus grandiflorus* un peu plus ; l'*Opuntia monacantha* est pourvu de grandes raquettes très vertes et plus aplaties que celles des autres *Opuntia* ; les *Mamillaria*, les *Cereus* sont des espèces très charnues. Aussi les valeurs moyennes de a , pour ces diverses plantes, deviennent de plus en plus grandes.

<i>Pereskia aculeata</i>	$a = 1,13$ (comme les plantes ordinaires.)
<i>Phyllocactus grandiflorus</i>	1,97 à 2,26
<i>Opuntia monacantha</i>	1,88 à 2,20
— <i>tomentosa</i>	4,09 à 4,98
— <i>cylindrica</i>	2,50 à 4,19
— <i>maxima</i>	2,37

Ces nombres ne sont pas extrêmement éloignés de l'unité parce que je n'ai opéré la plupart du temps qu'avec des raquettes jeunes ou au plus âgées d'un an. Avec des raquettes très épaisses et de plusieurs années, comme celles des *Opuntia maxima* et *robusta*, nul doute que les valeurs du rapport a seraient bien plus grandes que 1.

Les divergences du même rapport a pour une même espèce, dépendent moins de l'éclairement que de l'âge et de la carnosité de la plante. Il suffit, pour s'en convaincre, de remarquer que, pour trois raquettes d'*Opuntia monacantha* étudiées le même jour, l'une âgée de quelques jours, la seconde de quelques semaines et la troisième de plusieurs mois, le rapport $\frac{O}{C}$ a été : 1,56 pour la première, 2,14 pour la deuxième, 2,91 pour la troisième.

Espèces charnues diverses.

Les observations précédentes s'appliquent sans restriction aux espèces grasses appartenant à quelque famille que ce soit.

En vue de répondre aux objections qui pourraient être soulevées au sujet des nombres précédents, soit parce que les expériences réalisées sur les diverses plantes ont eu lieu à des époques et à des températures différentes, soit parce que l'intensité de la lumière n'était pas absolument la même (on ne doit comparer que des nombres résultant d'expériences faites dans des conditions identiques), j'ai entrepris deux séries d'expériences simultanées : l'une, le 2 juillet 1891 à la température de 32° et au soleil; l'autre, le 23 juillet 1891 à la température de 24° et par un ciel couvert.

Les valeurs du rapport $\frac{O}{C}$ ont été les suivantes :

Expérience du 2 juillet. Soleil. — T = 32°.			Expérience du 23 juillet. Ciel couvert. — T = 24°.		
Crassulacées.	<i>Sedum Telephium</i> . .	$a = 1,24$	Crassulacées.	<i>Sedum Telephium</i> . .	$a = 1,34$
	<i>Sedum reflexum</i> . .	1,40	Mesembrianth.	<i>Mesembrianth.</i>	
	<i>Sedum carneum</i> . .	1,55		<i>Pereskia aculeata</i> . .	1,07
	<i>Crassula arborescens</i> . .	3,57	Cactées.	<i>Pylllocactus grandiflorus</i> .	1,13
Mesembrianthées.	<i>Mesembrianth. deltoides</i> . .	4,13		<i>Opuntia tomentosa</i> . .	2,26
	<i>Pereskia aculeata</i> . .	1,23		<i>Opuntia tomentosa</i> . .	7,59
Cactées.	<i>Opuntia tomentosa</i> . .	4,68	Euphorbiacées.	<i>Euphorbia rhipsaloides</i>	3,16
	<i>Mamillaria Newmaniana</i> . .	3,51	Liliacées.	<i>Aloe sp. nosa</i> . . .	2,45
			Labiées.		
Nyctaginées. (Plante non grasse).	<i>M. rabilis Jalapa</i> . . .	1,23	(Plante non grasse).	<i>Calamintha Nepeta</i> . .	1,05

Conclusion. — L'examen des valeurs du rapport $a = \frac{O}{C}$ concernant l'assimilation chlorophyllienne des diverses espèces végétales charnues conduit à la conclusion suivante :

Le rapport $a = \frac{O}{C}$ des échanges gazeux dus à l'action chlorophyllienne, est supérieur à l'unité pour tous les végétaux. Très voisin de l'unité pour les plantes ordinaires, ce rapport s'en éloigne d'autant plus pour les plantes grasses que celles-ci sont plus charnues, qu'il s'agisse de diverses espèces ou bien d'une même espèce aux diverses phases de son développement.

Cette conclusion me paraît facile à interpréter :

J'ai montré, lors de l'étude de la respiration des plantes grasses, que ces plantes tout en absorbant de l'oxygène pendant la nuit ne dégagent, surtout lorsqu'elles sont très charnues, qu'une quantité relativement faible d'acide carbonique, puisque le rapport $\frac{CO^2}{O}$ de la respiration devient parfois voisin de zéro.

Ces plantes mettent en réserve l'oxygène absorbé à l'obscurité sous la forme d'acides organiques très oxygénés : l'*acide malique* pour les Crassulacées et les Cactées; l'*acide oxalique* pour les Mésembryanthémées.

Or ces plantes, une fois exposées à la lumière, décomposent leurs acides organiques sans qu'une absorption d'acide carbonique leur soit immédiatement nécessaire; outre les acides organiques qu'elles renferment, elles détruisent l'acide carbonique provenant de la respiration de leur parenchyme profond non chlorophyllien.

Ainsi ces plantes puisent d'ordinaire peu d'acide carbonique au dehors et dégagent néanmoins de l'oxygène provenant de leurs acides organiques formés pendant la nuit. Plus elles sont charnues, plus elles renferment de ces acides en réserve, plus elles dégagent d'oxygène à la lumière : on conçoit donc que *de la carnosité doit dépendre la valeur du rapport $\frac{O}{C}$ mesurant l'assimilation chlorophyllienne.*

De cette observation en découle une autre relative au lent développement des plantes très charnues. Ces plantes, puisant peu d'acide carbonique à l'extérieur, n'assimilent que peu de carbone et augmentent lentement la proportion de cette substance

dans leurs tissus : aussi ne doit-on pas s'étonner de l'y trouver combinée à l'état de principes en général peu riches en carbone [cellulose (0,40), gommes (0,40), acides organiques (0,25 à 0,40)] qui y constituent, avec les éléments très complexes du protoplasma, la matière vivante où l'hydrogène, l'azote et l'oxygène ont une très large part.

Je reviendrai plus loin d'ailleurs sur ces considérations.

Remarque. — J'ai noté soigneusement l'état du ciel dans toutes les expériences que j'ai iréalisées à la lumière ; malgré cette précaution, les indications relatives à l'intensité des radiations qui ont provoqué le phénomène chlorophyllien sont insuffisantes.

Il est encore impossible aujourd'hui d'évaluer la somme des radiations reçues par une plante pendant la durée d'une expérience ; alors même que cette évaluation serait à peu près possible pour les plantes peu charnues, on rencontrerait de sérieuses difficultés pour les végétaux à parenchyme épais. En effet, tandis que les feuilles ordinaires sont suffisamment transparentes pour que les radiations les pénètrent et s'y répartissent à peu près également, les deux faces d'une raquette en expérience sont très inégalement éclairées. Deux séries d'inscriptions des intensités lumineuses seraient nécessaires.

De plus, une feuille ordinaire emmagasine et utilise, sous forme de radiations calorifiques probablement, les radiations qui lui parviennent, de quelque ordre qu'elles soient et quelque rôle qu'elles jouent. Cette feuille, en raison de sa large surface de contact avec l'air ambiant, est à peu près en continuel équilibre de température avec lui. Il n'en est pas de même d'une raquette grasse. Sa température est toujours, pendant le jour, supérieure à celle de l'air extérieur, ainsi qu'il résulte de mes observations. Dès lors, il devient difficile, avec les méthodes scientifiques actuelles, d'apprécier exactement la somme de radiations utilisées par la plante pour un travail chimique interne dont les termes extrêmes seuls sont donnés par les rapports $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ (respiration) et

$\frac{\text{O}}{\text{C}} = a$ (assimilation) des échanges gazeux.

Il faut espérer que ce problème complexe pourra être prochainement réalisé pour les plantes ordinaires et conduira à des observations plus rigoureuses pour toutes les catégories de végétaux.

Quoi qu'il en soit de l'imperfection de mes procédés d'observation, il se dégage néanmoins, de mes recherches sur l'assimilation des plantes grasses, des indications générales importantes à signaler, tant au point de vue spécial à ces végétaux que dans leurs rapports avec les phénomènes établis par MM. Bonnier et Mangin pour les plantes ordinaires.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES DE L'ÉTUDE SUR LA RESPIRATION ET DE L'ASSIMILATION DES PLANTES GRASSES A LA LUMIÈRE.

Les plantes ordinaires, exposées à la lumière, puisent en général dans l'air libre l'acide carbonique qu'elles décomposent par leurs parties vertes, dégagent de l'oxygène et fixent le carbone dans leurs tissus, même lorsque la radiation est d'assez faible intensité.

L'assimilation l'emporte presque toujours sur la respiration qui a lieu même à la lumière et qui détermine des échanges gazeux inverses (absorption d'oxygène et dégagement d'acide carbonique). Cependant, quand la température est assez élevée, la respiration prédomine sur l'assimilation et, comme phénomène résultant, on constate l'absorption d'oxygène et le dégagement d'acide carbonique.

Les plantes grasses se comportent dans certains cas comme les plantes ordinaires. Toutefois elles présentent des particularités intéressantes.

1° M. Mayer a trouvé que certaines Crassulacées, exposées à la lumière, dégagent de l'oxygène dans une atmosphère dépourvue d'acide carbonique.

En étudiant de plus près ce phénomène, j'ai reconnu qu'il est applicable à toutes les plantes grasses, dans les conditions suivantes:

Les plantes grasses dégagent de l'oxygène à la lumière, en l'absence d'acide carbonique dans l'air extérieur :

A basse température par une lumière diffuse faible ;

A une température moyenne par une lumière diffuse vive ;

A une température élevée par un soleil très vif.

2° MM. Bonnier et Mangin, d'accord avec les physiologistes qui les ont précédés, ont fait entrevoir qu'une plante peut, *transitoirement*, vers le début et la fin du jour, absorber à la fois de l'oxygène et de l'acide carbonique, ou dégager simultanément ces deux gaz. J'ai trouvé, dans de nombreuses expériences que :

Le dégagement simultané d'oxygène et d'acide carbonique est un phénomène très fréquent chez les plantes grasses.

Ce phénomène s'accomplit :

Quand la température est voisine de celle des régions équatoriales et les plantes exposées à une lumière de moyenne intensité ;

Quand la température est peu élevée, mais la lumière très faible.

Lorsqu'on isole les échanges gazeux se rapportant à l'assimilation chlorophyllienne seule, on reconnaît que :

Pour toutes les plantes, charnues ou non :

1. *L'intensité de l'assimilation croît avec la température dans des conditions d'éclairement identiques ;*

2. *L'intensité de l'assimilation diminue avec l'âge de la plante, à égalité de température et d'éclairement ;*

3. *A égalité de température et d'éclairement, et pour une même phase de la période végétative, les échanges gazeux dus à l'assimilation sont d'autant plus considérables que les plantes sont moins charnues.*

Quant au rapport $\frac{O}{C} = a$ de l'oxygène dégagé à l'acide carbonique absorbé par l'action chlorophyllienne, *il est supérieur à l'unité pour tous les végétaux.*

Très voisin de 1 pour les plantes ordinaires, le rapport $\frac{O}{C}$ s'en éloigne d'autant plus, pour les plantes grasses, que celles-ci sont

plus charnues, qu'il s'agisse de diverses espèces, ou bien d'une même espèce aux différentes phases de son développement.

Remarque. — Les courbes représentatives du phénomène respiratoire (fig. 13, p. 63) peuvent être adoptées pour traduire graphiquement le phénomène assimilateur dans la série végétale, en changeant sur la figure $\frac{\text{CO}^2}{\text{O}}$ en $\frac{\text{O}}{\text{C}}$ et les mots « oxygène absorbé » en *oxygène dégagé*, « et acide carbonique dégagé » en *acide carbonique absorbé*.

Ainsi, les plantes très charnues n'assimilent que peu de carbone à la lumière et y dégagent une grande quantité d'oxygène provenant de la décomposition des acides organiques formés pendant la nuit.

CONSIDÉRATIONS SUR LA RÉPARTITION ET LE MODE D'EXISTENCE DES
PLANTES GRASSES A LA SURFACE DU GLOBE, TIRÉES DE LA CONNAIS-
SANCE DES RECHERCHES PRÉCÉDENTES.

Th. de Saussure (1), à la suite de ses observations sur les plantes grasses, écrivait :

« Les feuilles des plantes grasses consomment, à l'obscurité, moins d'oxygène que la plupart des autres feuilles ; elles le retiennent davantage : d'où elles dégagent moins d'acide carbonique.

« Une plante grasse, dégageant ainsi une faible quantité d'acide carbonique à l'obscurité, ne perd qu'une petite quantité de carbone. Les plantes grasses peuvent donc supporter plus longtemps la disette de cet aliment que les plantes ordinaires. Leurs racines ne jouent qu'un faible rôle dans leur végétation. Ainsi s'explique leur station sur le sable, l'argile, sur un sol stérile, etc. Comme elles consomment moins d'oxygène, elles peuvent vivre dans une atmosphère raréfiée : aussi constate-t-on la présence d'un grand nombre de *Sedum*, de *Sempervivum*, de Saxifrages, sur les montagnes. »

Les délicates observations de l'illustre savant concernent surtout les plantes grasses acclimatées dans les régions tempérées, jusqu'au voisinage des zones glaciales.

Lemaire (2), en parlant des Cactées, montre ces plantes réparties, en Amérique, sur une vaste étendue de part et d'autre de l'équateur, habitant sur les côtes, se répandant à profusion dans les plaines, pénétrant même sur les montagnes et parfois, mais très rarement d'ailleurs, sur les Andes jusque près des neiges persistantes. Ces végétaux, atteignant de vastes dimensions dans les plaines, sont au contraire rabougris aux alti-

(1) Ch. de Saussure : *Recherches physiques sur la végétation*. Paris, 1804.

(2) Ch. Lemaire : *Les Cactées*. Paris, 1868.

tudes élevées où ils revêtent une épaisse fourrure. Les dimensions restreintes que présentent les Cactées à une haute altitude, se manifestent de même quand elles pénètrent dans les régions tempérées.

Grisebach (1) fait remarquer qu'en Amérique, patrie des Cactées, c'est sur les terrains secs exposés au soleil que cette famille développe la plus grande variété de structure. Transportées en Espagne dès la conquête du Mexique, les Cactées s'y sont rapidement acclimatées et ont pris une extension considérable dans tout le domaine méditerranéen.

Ni Lemaire, ni Grisebach n'ont tenté d'expliquer la distribution des Cactées et autres espèces grasses sur le globe.

Les observations de Th. de Saussure, au sujet des plantes grasses de nos pays, m'ont suggéré quelques réflexions ayant trait aux relations entre la structure des plantes grasses, en général, et leur milieu de développement normal.

Les plantes grasses à épiderme mince résident dans les régions tempérées : *Crassulacées*.

Les végétaux charnus pourvus d'un épiderme fortement cutinisé habitent les régions tropicales : *Cactées*.

Telles sont les remarques générales faites jusqu'à ce jour.

Ne peut-on, par des considérations physiologiques, trouver la raison de cette répartition ?

Les plantes grasses ont à *lutter contre la transpiration* (surtout dans les régions tropicales) et à *tirer le meilleur parti possible de la lumière*, qui les pénètre plus difficilement que les plantes ordinaires, leurs tissus étant plus épais.

1° *Lutte contre la transpiration*. — Les *Sedum*, *Sempervivum*, *Crassula* de nos contrées possèdent des feuilles charnues, ce sont les feuilles qui, chez ces végétaux, présentent le plus grand développement et la carnosité la plus prononcée. Cette carnosité, ainsi que l'ont établi mes recherches, est, sinon déterminée, tout au moins favorisée par la présence d'acides

(1) Grisebach : *La végétation du globe*. t. I, p. 437.

organiques qui, retenant l'eau et diminuant la transpiration des organes, en provoquent la turgescence.

Chez les Cactées tropicales, ce ne sont pas les feuilles, mais les tiges dont la structure est parenchymateuse. Les feuilles s'y développent, il est vrai, et leur production est accompagnée de l'apparition de poils et de piquants plus ou moins abondants à leurs points d'insertion. Mais ces feuilles, cylindriques ou cylindro-coniques, n'atteignent en général que quelques millimètres de longueur, se dessèchent et tombent, n'ayant rempli pendant leur éphémère existence qu'un rôle très secondaire. Leur transpiration trop active eût gêné le développement de la plante : celle-ci s'en débarrasse.

Mais par quels moyens les Cactées luttent-elles contre la température élevée de l'air extérieur dans leur pays d'origine ? Comment ne perdent-elles pas rapidement l'eau qui imprègne leurs tissus ? Elles le pourraient de deux manières : soit en absorbant en grande quantité la sève par leurs racines, soit en perdant peu de vapeur d'eau par la transpiration.

Or les racines des Cactées plongent généralement dans un sol à peu près sec, aride, n'y puisant que peu pour une pareille lutte. La transpiration est au contraire faible, grâce à l'épaisseur considérable des tissus et la forme sphérique ou cylindrique que présente la plante dont la surface est à peu près minimum pour un volume donné. En outre, le duvet plus ou moins fourni qui revêt les Cactées, une cuticule épidermique très épaisse, une formation hypodermique spéciale, des stomates peu nombreux, un faible développement de la chlorophylle localisée dans le tissu superficiel, réduisant la chlorovaporisation, s'opposent à une perte d'eau importante.

Ce ne sont pas, malgré tout, les moyens les plus efficaces employés par les Cactées pour lutter avec avantage contre la transpiration. Ces plantes possèdent peu d'acides organiques ; mais il faut remarquer qu'elles sécrètent des principes qu'on ne rencontre pas chez les végétaux charnus des régions tempérées, à savoir des *gommes* abondantes, amassées dans des lacunes et des canaux nombreux qui aboutissent dans la région

hypodermique. *Les gommés absorbent et retiennent énergiquement l'eau.*

Ainsi, malgré le désavantage de leurs stations, les Cactées sont puissamment armées pour la lutte contre les ardeurs du soleil.

Il n'en est pas de même pour les Crassulacées dans nos régions, lorsque ces plantes ont à subir les fortes chaleurs de l'été.

A cette époque, les Crassulacées perdent souvent leurs tiges aériennes et leurs feuilles et se réduisent à des rhizomes courant à une profondeur variable dans la terre. La destruction de leurs acides organiques (acide malique) à 35 ou 40° entraîne une diminution de leur turgescence, suivie plus ou moins rapidement d'une dessiccation des organes les plus exposés.

Les Crassulacées qui vivent depuis longtemps dans les pays chauds ont conformé les diverses phases de leur période végétative aux conditions du milieu dans lequel elles vivent. Puisque leurs parties aériennes disparaissent en général au plus fort de l'été, ces plantes fleurissent et fructifient avant la saison sèche, assurant ainsi leur reproduction par graines.

M. Trabut a bien voulu me fournir à ce sujet, pour les Crassulacées d'Algérie et leur mode d'existence, de précieux renseignements dont je tiens à le remercier ici.

Les Crassulacées annuelles de l'Algérie fleurissent et fructifient surtout au mois de mai et meurent ensuite. Les espèces vivaces habitent plutôt les montagnes et fleurissent d'autant plus tard qu'on les rencontre à une altitude plus élevée. Quelques-unes de ces espèces forment des réserves dans des souches tubéreuses qui produiront ultérieurement des sujets aériens chargés de la reproduction.

En hiver, les Crassulacées résistent aux froids grâce à la faible longueur des tiges aériennes et de leurs entre-nœuds; les feuilles, pressées les unes sur les autres, se préservent mutuellement contre le rayonnement. Dans les rosettes comme celles des Joubarbes, les feuilles les plus extérieures recouvrent complètement les autres, se dessèchent parfois et forment un revêtement protecteur pour la partie centrale de la rosette.

Au printemps, dès les premiers beaux jours, les rosettes s'épanouissent et donnent souvent lieu à des tiges florales chargées de la reproduction, en même temps que des stolons nombreux, émanant de l'aisselle des feuilles, viennent s'appliquer sur le sol et donner naissance à de nouvelles rosettes.

La multiplication des Crassulacées est donc assurée à la fois par graines et par marcottes.

Chez les Cactées, la multiplication par graines est rare ; c'est surtout par bouture que ces plantes se propagent. Des raquettes se détachant tombent sur le sol, y peuvent rester plusieurs mois sans autre modification qu'une perte d'eau. A l'époque des pluies, elles absorbent de l'eau, poussent des racines adventives en un point quelconque de leur surface (principalement à la cicatrice de base et aux points d'insertion des feuilles) et donnent une plante nouvelle.

2° Utilisation de la lumière. — La croissance des plantes grasses est lente, surtout chez les plus charnues. Les Crassulacées peuvent prospérer dans nos contrées grâce au peu d'épaisseur de leur épiderme qui se laisse facilement pénétrer par la lumière diffuse. Les échanges gazeux des représentants les moins charnus de cette famille sont assez comparables, comme intensité, dans nos pays, à ceux des plantes ordinaires, et la croissance de ces plantes est loin d'être négligeable, surtout dans un milieu humide. Il n'en est pas ainsi des plantes très charnues, telles que la plupart des Cactées, dont la respiration est moins active et l'assimilation plus faible que celles des végétaux ordinaires.

Les plantes grasses, qui mettent en réserve de l'oxygène sous la forme d'acides organiques pendant la nuit, en dégagent la plus grande partie sous l'influence des radiations calorifiques et lumineuses agissant simultanément. Ce dégagement d'oxygène a pour effet de drainer l'acide carbonique produit par la respiration du parenchyme profond dans les lacunes duquel il ne peut s'accumuler.

L'acide carbonique, émis en quantité assez faible, par la res-

piration des Cactées, est totalement décomposé sous l'influence d'une *lumière très vive*, par le parenchyme superficiel, le seul chlorophyllien. Les Cactées peuvent même dans ce cas, puiser de l'acide carbonique dans l'air extérieur, et décomposer ce gaz bien que leur surface de contact avec l'atmosphère soit restreinte et qu'ils soient souvent pourvus de piquants et d'un duvet qui constituent autant d'obstacles à leurs échanges gazeux. Mais si l'intensité lumineuse est trop faible, les végétaux charnus dégagent souvent à la fois de l'oxygène et de l'acide carbonique, et par suite dépérissent.

Nous comprenons ainsi pourquoi les Cactées se sont acclimatées dans la zone équatoriale où la lumière est assez intense pour provoquer, même à travers leur épaisse cuticule, une assimilation réelle dans les couches superficielles de leur parenchyme.

3° *Influence de l'humidité sur la croissance des plantes grasses.* — Étant donnée la faible proportion de substance sèche que renferment les plantes grasses, ces végétaux peuvent atteindre de grandes dimensions sans avoir besoin d'assimiler beaucoup de carbone, pourvu qu'ils aient de l'eau en quantité suffisante à leur disposition. Si dans les terrains secs, exposés au vif soleil dans les pays chauds, on rencontre beaucoup d'espèces charnues, et surtout des Cactées, c'est parce que seules elles sont capables de lutter avec succès contre la transpiration ; mais alors elles souffrent malgré tout dans leur développement. Au contraire, elles manifesteront une surprenante activité vitale quand on les exposera, à une vive lumière, dans un milieu humide *sans stagnation des eaux*. En quelques jours, une raquette produira de beaux et nombreux rejetons. J'ai obtenu de semblables résultats à la Sorbonne pendant l'été de 1891 où, sous l'influence d'une température de 20 à 35°, l'atmosphère ayant été maintenue humide sans saturation, de grandes raquettes d'*Opuntia* divers, des *Phyllocactus* et des *Pereskia* se sont admirablement développés et multipliés. Dans l'espace de 15 à 20 jours, de grands *Opuntia robusta* et *maxima* ont produit des raquettes pesant de 120 à 150 grammes.

Quoi qu'on en ait pu dire, l'*humidité non exagérée* n'est pas nuisible aux Cactées, car dans l'atmosphère elle augmente la perméabilité de leur épiderme dont elle empêche la dessiccation, et dans le *sol bien aéré* elle favorise le développement des racines qui y prennent d'énormes proportions. La turgescence de ces organes est surprenante dans de telles conditions : quand on vient à les blesser, il s'en écoule une sève que les voyageurs des pays chauds ont souvent appréciée et utilisée pour étancher leur soif.

En résumé, les plantes grasses occupent, sur la surface du globe, des régions de conditions climatiques excessivement variées. Elles ont subi, dans leur répartition, une véritable sélection déterminée par leur forme générale, leur structure anatomique et leurs propriétés physiologiques. Dans la plupart des cas, elles luttent avec avantage contre la sécheresse par la réduction de leur surface, leur forme affaissée et la production soit de gommés, soit d'acides organiques qui provoquent et entretiennent leur turgescence. La lumière les pénétrant plus difficilement, en raison de leur carnosité, les plus épaisses se sont acclimatées dans les régions tropicales où elles peuvent recevoir à peu près verticalement les rayons du soleil ; les autres ont élu domicile dans les zones tempérées et s'élèvent même dans des régions de haute altitude où, l'atmosphère devenant plus pure, plus transparente, la lumière est assez intense pour favoriser l'assimilation chlorophyllienne.

En terminant l'exposé de mes recherches sur les plantes grasses (1), je suis heureux de témoigner à mon cher Maître, M. Gaston Bonnier, Professeur de Botanique à la Sorbonne, ma reconnaissance la plus profonde pour la large hospitalité qu'il m'a accordée dans son laboratoire de Physiologie végétale, pour sa bienveillante direction et les conseils qu'il m'a prodigués au cours de mes travaux.

(1) Voir les conclusions aux pages 86 de la Première partie, 59 et 96 de la Deuxième partie.

EXPLICATION DE LA PLANCHE 8.

Appareil pour étudier les échanges gazeux des plantes grasses.

Cet appareil a été employé pour suivre les modifications qu'éprouve l'air confiné dans l'éprouvette A, de la part d'une raquette de Cactée exposée à la lumière.

A, Éprouvette plate à pied contenant la raquette en expérience. Cette éprouvette est fermée par un bouchon de liège B, surmonté d'une couche de mastic Golaz fondu ; au-dessus du mastic est une couche de mercure.

Le bouchon B est traversé par les tiges des thermomètres T et T' et par les extrémités de trois tubes M', L et D'.

T, Thermomètre dont le réservoir plonge dans l'air de l'éprouvette. T', thermomètre sensible au $\frac{1}{20}$ de degré, dont le réservoir s'enfonce profondément dans la raquette. M, manomètre à mercure. D' D D'' tube capillaire pouvant faire communiquer l'éprouvette A par l'intermédiaire du robinet à trois voies R, soit avec l'air extérieur en D'' D''', soit avec un appareil EF qui sert à brasser le gaz confiné en A.

LK, Tube capillaire avec robinet r, faisant communiquer l'éprouvette A avec l'appareil à prises IHG.

L'appareil IHG se compose d'une ampoule de verre H, pleine de mercure, communiquant :

Par le tube coudé et capillaire KL (à robinet r) avec l'éprouvette A ;

Par le tube droit O (à robinet r') avec la cuvette à mercure G ;

Par un tube droit inférieur et un caoutchouc épais, avec le réservoir mobile I à mercure.

Cet appareil permet de puiser en A une très faible quantité de gaz qu'on recueille en O dans un petit tube plein de mercure et reposant sur la cuvette G.

S, Support de l'appareil à prises de gaz. P, P', tubes de caoutchouc amenant un fort courant d'eau sur l'éprouvette A pendant l'expérience.

Vu et approuvé, Paris, le 17 mars 1892.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

G. DARBOUX.

Vu et permis d'imprimer, Paris le 17 mars 1892.

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

GRÉARD.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

ZOOLOGIE. — La digestion intracellulaire.

GÉOLOGIE. — Callovien. Oxfordien. Rauracien dans le bassin de Paris. (Stratigraphie et facies.)

Vu et approuvé. Paris, le 17 mars 1892.

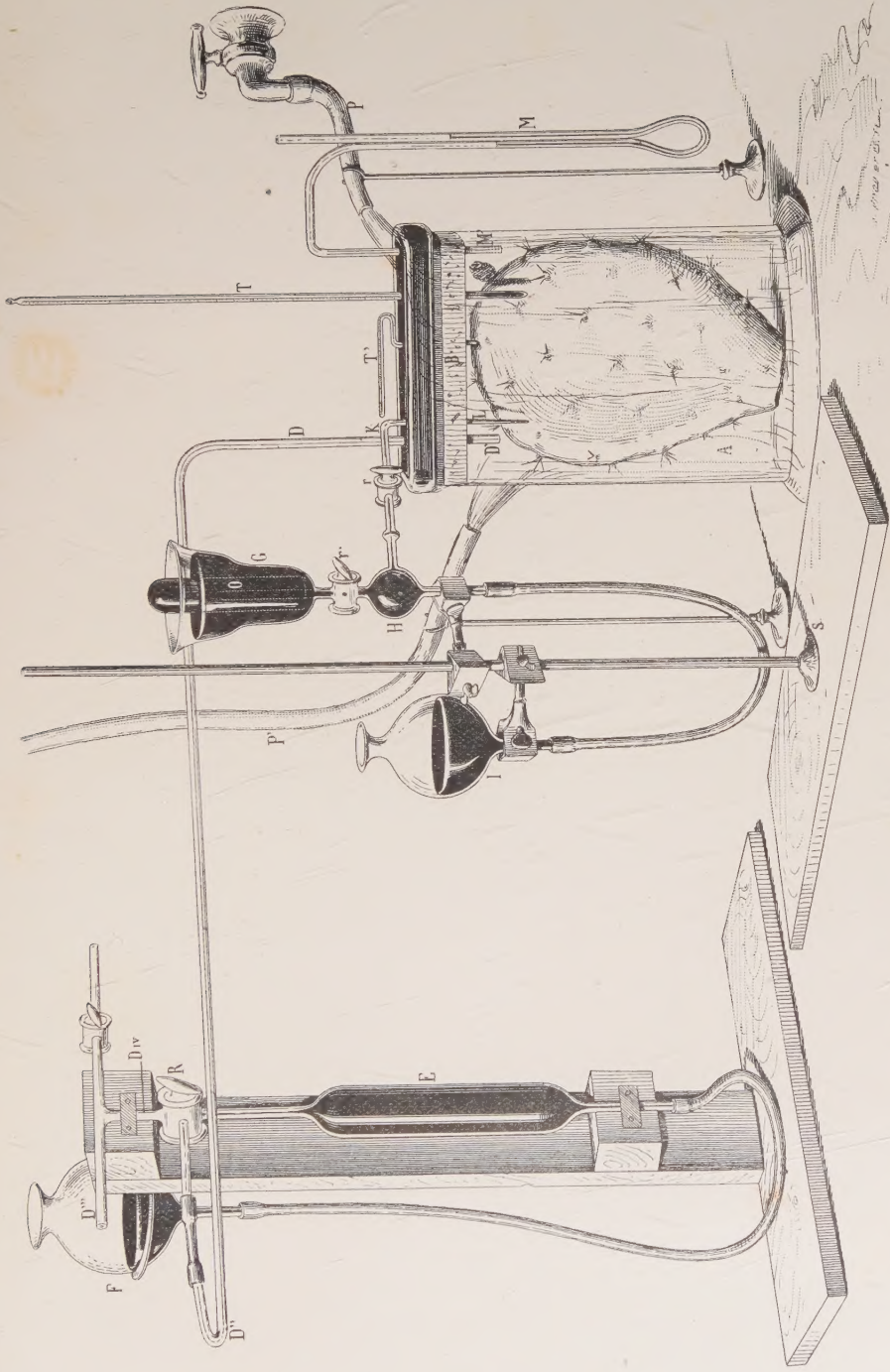
Le Doyen de la Faculté des Sciences,

G. DARBOUX.

Vu et permis d'imprimer, Paris, le 17 mars 1892.

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

GRÉARD.



Millot del.

Ed. Crété.

Appareil pour étudier les échanges gazeux des plantes grasses.

Vilou sc

